# ANNALES DE ZOOLOGIE ÉCOLOGIE ANIMALE

VOLUME 2 1970 NUMÉRO 4
TRIMESTRIEL

ECOLE NATIONALE SUPÉRIEURE AGRONOMIQUE
Chaire d'Agriculture
GRIGNON

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

AZEA2.4

# INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, PARIS-VII^e^. Tél. : INV. 41-09.

---

Directeur général : J. BUSTARRET

Inspecteurs généraux : A. CAUDERON, G. DROUINEAU, R. FÉVRIER, P. MORNET, R. PÉRO

---

**Rédaction des Annales**

Pour l'ensemble des Séries : J. BUSTARRET

***Annales agronomiques.***

— M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie.
— S. HÉNIN, Chef du Département d'Agronomie.

***Annales de l'Amélioration des Plantes.***

— R. MAYER, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes.

***Annales de Phytopathologie.***

— H. DARPOUX, Chef du Département de Pathologie végétale.

***Annales de Zoologie - Écologie animale.***

— E. BILIOTTI, Chef du Département de Zoologie.

***Annales de Zootechnie.***

— R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
— A. RÉRAT, Directeur de la Station de Recherches sur l'Élevage des Porcs, C. N. R. Z

***Annales de Technologie agricole.***

— P. DUPUY, Directeur de la Station de Technologie des Produits végétaux, Centre de Recherches de Dijon, 7, rue Sully.
— A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physicochimie des Céréales et de leurs Dérivés, C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91 - Massy.
— G. MOCQUOT, Chef du Département de Technologie des Produits animaux.

***Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.***

— A. FRANÇOIS, Chef du Département de Recherches de Nutrition.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale.

***Annales des Sciences forestières.***

— P. BOUVAREL, Directeur de la Station d'Amélioration des Arbres forestiers, C. N. R. F.
— J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54 - Nancy.
— J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

***Annales de Génétique et de Sélection animale.***

— J. POLY, Chef du Département de Génétique animale.

***Apidologie*** (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher Imkerbund).

— J. LOUVEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91 - Bures-sur-Yvette.

***Annales de Recherches vétérinaires.***

— P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

***Annales d'Hydrobiologie.***

— R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
— C. THIBAULT, Chef du Département de Physiologie animale.
— R. VIBERT, Directeur de la Station d'Hydrobiologie continentale, 64 - Biarritz.

***Recherches d'Économie et de Sociologie rurales.***

— D. BERGMANN, Chef du Département d'Économie et de Sociologie rurales.

**ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION :**

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 78 - VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

# ANNALES
# DE
# ZOOLOGIE
# ÉCOLOGIE ANIMALE

VOLUME 2 1970 NUMÉRO 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
149, rue de Grenelle, PARIS-7e

*Ann. Zool. Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 479-508.

# LES CARBAMATES INSECTICIDES

J.-L. RIVIÈRE

*Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie,*
*Institut national agronomique, 16 rue Claude-Bernard, Paris 5e*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

Les conceptions actuelles de la lutte intégrée et les graves risques de pollution de la biosphère reposent le problème du choix des substances insecticides. Le groupe des carbamates, dans son ensemble, est connu en technique phytosanitaire surtout par des herbicides et des fongicides. Cependant, il s'est enrichi récemment de nombreuses substances insecticides intéressantes qui font l'objet de cette mise au point bibliographique. Au point de vue mode d'action, les carbamates insecticides s'apparentent aux composés organophosphorés et agissent principalement par inhibition de la cholinestérase, mais avec des modalités et des effets physiologiques différents. Le métabolisme serait en grande partie oxydatif et les fractions microsomiales des cellules en seraient responsables. Les caractéristiques essentielles de ces produits, au niveau agricole sont une bonne sélectivité, due à un taux de détoxification très variable suivant les espèces animales, une toxicité assez réduite pour les vertébrés et une faible rémanence. L'intérêt de ces produits est accru par les possibilités d'emploi contre les souches résistantes aux organochlorés ou aux organosphosphorés, seuls, ou en combinaison avec des synergistes (les synergistes des pyréthrines étant généralement utilisables comme synergistes des carbamates insecticides). Dans certains cas, les carbamates peuvent même rétablir la sensibilité normale de souches résistantes.

## INTRODUCTION

La mise au point et l'emploi de nouveaux produits phytosanitaires sont conditionnés par trois facteurs essentiels.

1° Les problèmes purement toxicologiques pour les Vertébrés, principalement pour l'Homme. La sécurité dans ce domaine peut être obtenue par de strictes conditions d'application de manière à protéger au maximum les utilisateurs.

2° Les effets non intentionnels doivent être limités au maximum : les insecticides modernes doivent être des produits biodégradables en des métabolites inoffensifs. Dans les premiers temps de l'emploi systématique des insecticides de synthèse, les produits utilisés présentaient une bonne rémanence, qualité intéressante du point de vue de la pratique agricole. On s'est malheureusement aperçu trop tard qu'un composé rémanent finit par s'accumuler en proportion souvent considérable

dans certains maillons des chaînes alimentaires. Les quantités mises en jeu sont encore trop faibles pour provoquer des dommages vraiment considérables, mais l'existence de ces résidus doit être prise en considération.

Les animaux utiles doivent aussi être protégés. On sait que certaines espèces d'insectes, comme les abeilles, sont très sensibles à la plupart des insecticides : un choix judicieux, non seulement de l'insecticide, mais en outre des modes et des dates d'application peut remédier à cet inconvénient dans l'emploi des produits phytosanitaires. Enfin, les conceptions modernes de la lutte intégrée imposent le maintien d'un équilibre du milieu naturel qui ne peut être atteint que par des insecticides d'une bonne sélectivité, respectant les prédateurs et les entomophages.

Un dernier aspect et non des moindres, concerne l'action des insecticides à l'égard de toutes les espèces d'Arthropodes dont on ne connaît pas le rôle dans les biocénoses et que l'on qualifie souvent d'espèces indifférentes. Celles-ci sont en nombre considérable par rapport aux espèces réellement nuisibles. La question doit être posée car les renseignements écologiques concernant l'effet des traitements sur l'ensemble de la faune, sont peu répandus.

3° Le développement de souches résistantes : depuis l'apparition en 1947 d'une souche de mouche domestique résistante au D. D. T., le nombre des cas de résistance s'est fortement accru : on en signalait une cinquantaine en 1960, et actuellement plus de 200 espèces d'insectes nuisibles présentent des cas de résistance aux insecticides de synthèse. La conséquence en est l'augmentation peu souhaitable, soit des doses employées, soit de la fréquence des traitements. Il est donc nécessaire d'avoir une gamme d'insecticides assez étendue, susceptible de prendre le relai de composés qui se révéleraient inopérants au bout d'un certain temps.

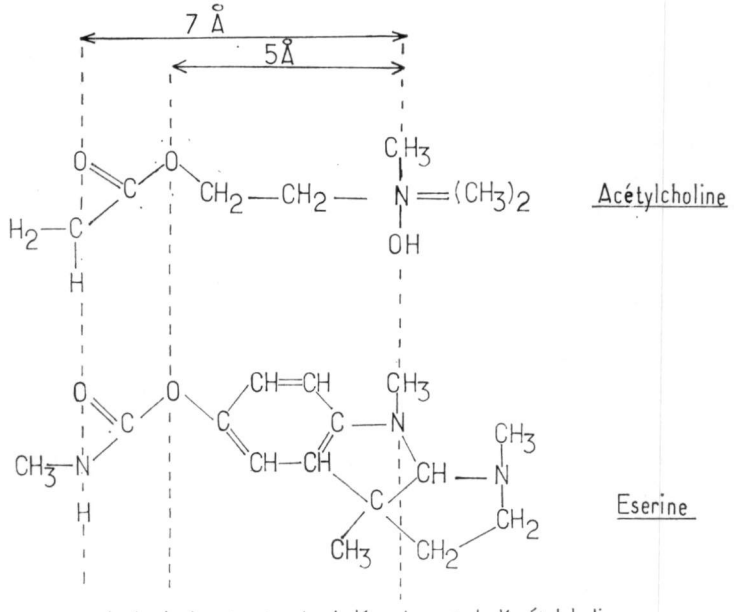
Il nous a semblé utile de présenter ici quelques données sur une classe de composés insecticides qui se révèle intéressante dans la lutte contre les ravageurs des cultures.

Les carbamates insecticides, famille apparentée aux organophosphorés par leur mode d'action, ne sont pas vraiment une nouveauté, puisque les premiers représentants de ce groupe ont vu le jour en 1947, mais les produits les plus prometteurs ont été synthétisés dans les dix dernières années. Malgré la croissance spectaculaire du nombre des composés insecticides, il faut bien se rendre compte que la plupart d'entre eux se sont que peu ou pas utilisés. Les produits que nous citons dans cet article sont, soit expérimentaux, soit commercialisés, mais souvent depuis trop peu de temps ou en des quantités trop faibles pour pouvoir donner lieu à une discussion suffisamment critique quant à leur intérêt véritable (à part l'exception notable du carbaryl). Ce n'est qu'à la faveur d'études ultérieures détaillées que nous pourrons confirmer ou infirmer l'efficacité de ces nouveaux produits.

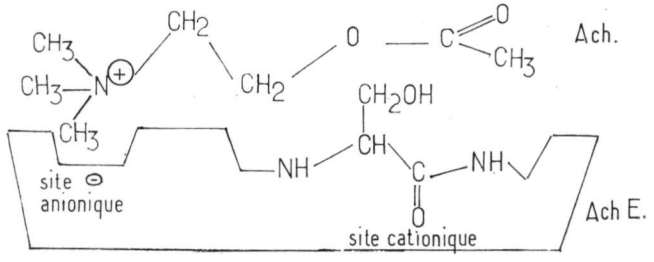
## I. — CARBAMATES INSECTICIDES

L'utilisation par les tribus africaines de la Guinée et du Soudan, de la fève de Calabar (*Physostigma venenosum*) comme poison d'épreuve, a amené les pharmacologistes à s'y intéresser. Dès 1864, le principe actif, la physostigmine ou ésérine,

était isolé, et cette substance étudiée, mais il fallut attendre 1925 pour que la structure chimique soit établie, révélant que l'ésérine est un ester de l'acide carbamique, très exactement un dérivé du dihydroindole associé à un cycle pyrrolidine et portant d'autre part une chaîne méthyluréthane (fig. 1).




1_ Analogie structurale de l'ésérine et de l'acétylcholine




2) Liaison enzyme-substrat

FIG. 1

Quelques années plus tard, en 1930, LOEWI et NAVRATIL, démontrèrent l'action anticholinestérasique de l'ésérine. En même temps, STEDMAN synthétisait une série d'analogues de l'ésérine de grande importance pharmacologique dont le plus connu demeure la néostigmine. Les premiers carbamates doués de propriétés insecticides apparurent en 1947, à la suite des travaux de Hans GYSIN et son équipe. Il s'agissait d'une famille de N-diméthylcarbamates hétérocycliques : Isolan, Pyrolan, etc., isolés dans les laboratoires de la firme Geigy, où l'on recherchait alors de nouveaux insecticides de synthèse permettant de lutter contre les premières souches d'insectes

résistants au D. D. T. L'expérience ultérieure a montré que malgré leur intérêt, l'activité insecticide des N-diméthylcarbamates est inférieure à celle des N-méthylcarbamates, actuellement le groupe le plus étudié. Aussi, en 1956, est apparu le premier produit de la série des N-méthylcarbamates, le carbaryl (ou Sevin), et, depuis, de très nombreux composés ont été synthétisés et étudiés pour des applications insecticides.

Nous allons tout d'abord résumer rapidement les principales substances qui ont déjà donné lieu à des applications pratiques ou des essais expérimentaux en nous attachant spécialement aux plus récentes. Nous étudierons ensuite leurs propriétés et les divers problèmes posés par ces substances.

De très nombreux dérivés obtenus par modifications successives d'un groupement chimique déterminé, ont été essayés et le sont encore, d'une manière systématique, en vue de déceler les produits intéressants par leur action insecticide. Il ne saurait être question ici de citer les centaines de produits ainsi testés, nous donnerons donc seulement quelques exemples de produits d'intérêt agricole ou de produits expérimentaux que nous citons ultérieurement dans ce texte.

Il est très difficile de procéder à un classement rationnel des différents carbamates insecticides. La seule division qui ait quelque valeur consiste à distinguer les N-méthylcarbamates et les N-diméthylcarbamates. Les autres sections sont beaucoup plus artificielles et visent simplement à mettre un peu d'ordre dans cet ensemble touffu, en regroupant les produits présentant quelques analogies.

1. *N-méthylcarbamates.* (R-O-C(=O)-NH-$CH_3$)

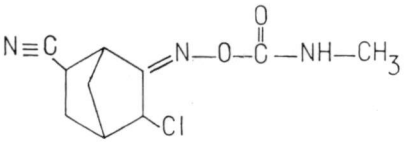
C'est le groupe de loin le mieux connu, grâce aux études détaillées de METCALF, FUKUTO, CASIDA (1965).

a) *N-méthylcarbamates de phényle alkylés.*

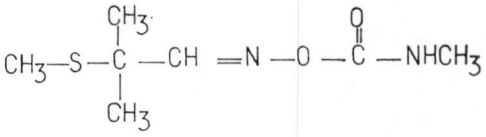
Landrin (SD 8 530) : 3, 4, 5-triméthyl-phényl-N-méthylcarbamate.
UC 10 854 (Hercules AC 5 727) : 3-isopropyl-phényl N-méthylcarbamate.
Banol : 2-chloro-4,5-diméthyl-phényl N-méthylcarbamate.
Baygon (Bayer 39 007 ; arprocarb ; Bayer 5 006) : 2-isopropoxy phényl N-méthylcarbamate.
Minacide (Carbamult ; Schering 34 615) : 3-méthyl-5-isopropylphényl N-méthylcarbamate.
HRS-1 422 : 3, 5-diisopropyl-phényl N-méthylcarbamate.
Hercules 9 699 : *o*-(2-propynyloxy)-phényl N-méthylcarbamate.
Orthobux : mélange de *m*-(1-éthylpropyl)-phényl-N-méthylcarbamate et de *m*-(1-méthylbutyl-phényl)-N-méthylcarbamate (RE-5 305).
Bayer 39 731 : *o*-cumenyl-N-méthylcarbamate.

b) *N-méthylcarbamates de 4-(diméthylamino) phényle substitués.*

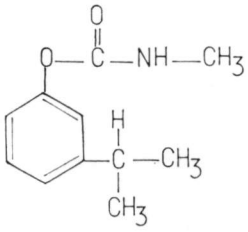
Zectran (Dow M 2 351) 4-(diméthylamino)-3,5-xylyl-N-méthyl-carbamate.
Matacil (aminocarb ; Bayer 44 646) : 4-(diméthylamino)-3-tolyl-N-méthylcarbamate.



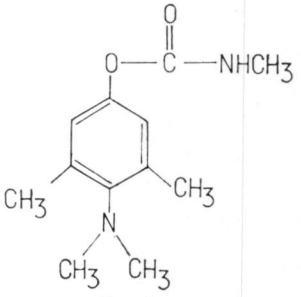
UC 200 47 A (Tranid)



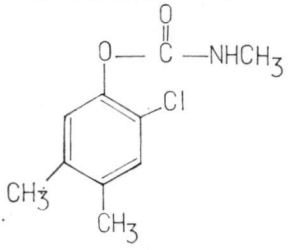
UC 21149 (Temik)



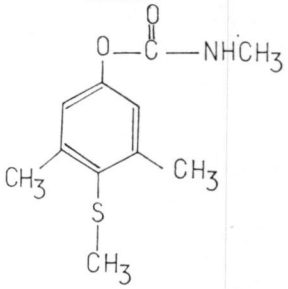
UC 10 854 (Hercules AC 5727)



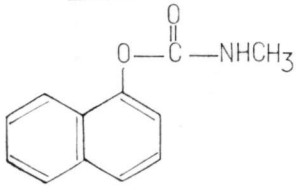
Zectran



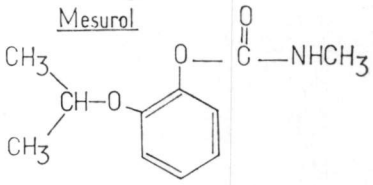
Banol



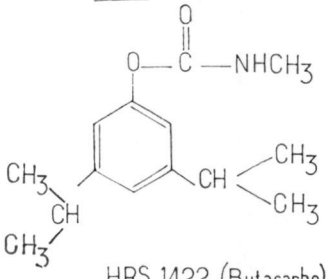
Mesurol



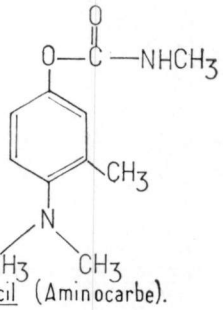
Sevin



Baygon

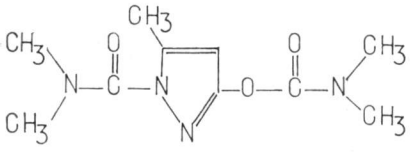


HRS 1422 (Butacarbe)

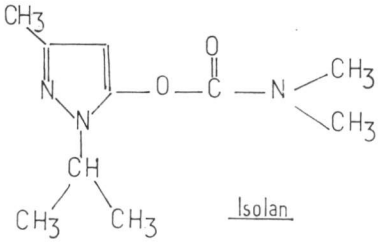


Matacil (Aminocarbe).

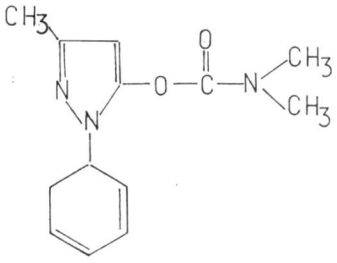
FIG. 2a



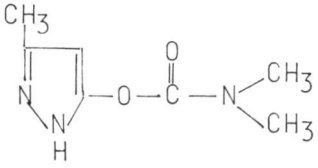
Dimétilan (I)



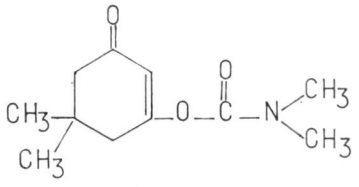
Isolan



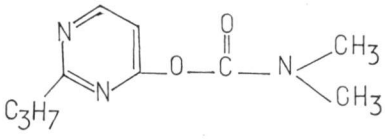
Pyrolan



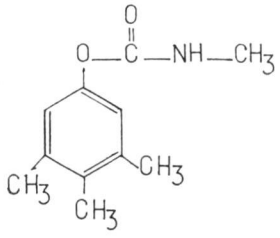
Dimétilan (II)



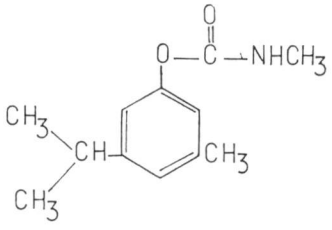
Dimétan



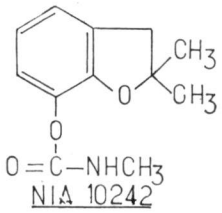
Pyramat



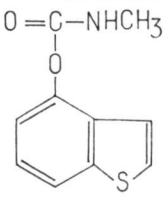
SD 8530



Minacide



NIA 10242



Mobam

Fig. 2*b*

c) *N-méthylcarbamates de 4-(méthylthio) phényle substitués.*

Mesurol (méthiocarb, mercaptodimethur, Bayer 37 344) : 4-(méthylthio)-3,5-xylyl-N-méthylcarbamate.

d) *N-méthylcarbamates de napthyle.*

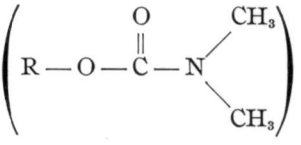
Carbaryl (Sevin) : 1-naphtyl-N-méthylcarbamate.

e) *N-méthylcarbamates d'aldoximes substitués.*

Temik (aldicarb, UC 21 149) : 2-méthyl-2-(méthylthio) propionaldéhyde-*o*-(méthylcarbamoyl) oxime.
Tranid (UC 20 047 A) : exo-3-chloro-endo-6-cyano-2-norbornanone-*o*-méthylcarbamoyl) oxime.
UC 27 609 : exo-3-chloro-2-norbornanone-o-(méthylcarbamoyl) oxime.

f) *N-méthylcarbamates divers.*

Les composés donnés ci-dessous sont des composés pour la plupart récents et le plus souvent expérimentaux.
Du Pont 1 519 (C-8 353, dioxacarb) : o-(1,3-dioxolan-2-yl) phényl-N-méthylcarbamate.
Lannate (Du Pont 1 179, méthomyl) : S-méthyl-N-(méthylcarbamoyl) oxythioacétimidate.
Furadan (NIA 10 242) : 2,3-dihydro-2,2-diméthyl-7-benzofuranyl-N-méthylcarbamate.
Bayer 62 863 : 2,3-dihydro-2-méthyl-7-benzofuranyl-N-méthylcarbamate.
Bayer 78 537 : 2,3-dihydro-2,2-diméthyl-7-benzofuranyl-acetylméthylcarbamate.

2. *N-diméthylcarbamates* 

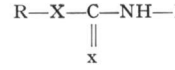
Dimetan : 5,5'-diméthyldihydrorésorcine-N-diméthylcarbamate.
Dimetilan : 3-méthyl-pyrazolyl (5)-N-diméthylcarbamate. Le dimetilan contient en fait les produits I et II (voir figure).
Pyrolan : 3-méthyl-1-phényl-pyrazolyl (5)-N-diméthylcarbamate.
Isolan (isolane) : isopropyl-3-méthyl-pyrazolyl (5)-N-diméthylcarbamate.
Pyramat : 2-propyl-4-méthyl-pyrimidyl-N-diméthylcarbamate.

## II. — TOXICITÉ. APPLICATIONS AGRICOLES

Le groupe des carbamates, dans son ensemble est doué d'une certaine spécificité biologique, comme le montre le tableau 1, et cette spécificité se retrouve aussi, dans une certaine mesure, dans les carbamates insecticides.

TABLEAU I

*Spécificité biologique du groupe des carbamates* (1)
(d'après MOOREFIELD H. H. 1965)



| X | R | R′ | |
|---|---|---|---|
| O | Arylique | Aliphatique | Insecticides |
| O | Aliphatique | Arylique | Herbicides (exemple : chlorprophame) |
| S | Mn, Zn, etc. | Aliphatique | Fongicides |
| S | Na | Aliphatique | NaS—C—NH $CH_3$ (Vapam) ‖ S |
| | | | Propriétés variées : fongicide, nématicide, herbicide |

(1) Ce tableau général présente cependant quelques exceptions.

TABLEAU 2

*Action sur les mammifères* : *rats* (toxicité *per os*)

| Produit | DL 50 mg/kg | Références |
|---|---|---|
| UC 21149 ..... | 0,6-1 | JONES *et al.*, 1968 |
| Parathion ..... | 3,5-8 | BROWN A. W. A., 1956 |
| RE 5305 ..... | 10 | BAILEY D. L. *et al.*, 1968 |
| Nicotine ..... | 10 | BROWN A. W. A., 1956 |
| Tranid ..... | 17-26 | WARE G. W., GOOD E. E., 1967 |
| Isolan ..... | 12-18 | O'BRIEN R. D., 1967 |
| Dimétilan ..... | 25-50 | BAILEY D. L. *et al.*, 1968 |
| UC 10854 ..... | 41-63 | BAILEY D. L. *et al.*, 1968 |
| Zectran ..... | 15-60 | |
| Pyrolan ..... | 50 | GROB H., 1952 |
| Matacil ..... | 50 | O'BRIEN R. D., 1967 |
| Baygon..... | 90-130 | BAILEY D. L. *et al.*, 1968 |
| Mesurol ..... | 100-135 | UNTERSTENHOFER G., 1962 |
| Bayer 62863 ..... | 100 | BAILEY D. L. *et al.*, 1968 |
| Lindane ..... | 125 | BROWN A. W. A., 1956 |
| SD 8530 ..... | 178 | BAILEY D. L. *et al.*, 1968 |
| Mobam ..... | > 200 | BAILEY D. L. *et al.*, 1968 |
| D. D. T. ..... | 250 | BROWN A. W. A., 1956 |
| Banol ..... | 300 | BAILEY D. L. *et al.*, 1968 |
| HRS 1422 ..... | 530 | BAILEY D. L. *et al.*, 1968 |
| Carbaryl..... | 500-700 | BAILEY D. L. *et al.*, 1968 |
| Malathion ..... | 1 500 | |
| Méthoxychlore ... | 7 000 | BROWN A. W. A., 1956 |
| Bromophos ..... | 2 500 | |

### 1. *Toxicité pour les mammifères* (tabl. 2)

Le carbamate actuellement le plus employé, le cabaryl est aussi l'un des moins toxique pour les mammifères, mais malheureusement, un certain nombre d'entre eux possède une toxicité aiguë très appréciable : isolane, *m*-isopropylphényl-N-méthyl-carbamate.

La toxicité chronique et les effets sur la reproduction sont encore insuffisamment connus, bien qu'il s'agisse d'une donnée primordiale. WARE et GOOD (1967) ont testé l'influence sur la reproduction chez le Rat d'une dose de 5 p.p.m. de Tranid dans la nourriture pendant 4 mois : aucune différence avec le témoin n'a été constatée (on notera que le Kepone, le Mirex, le D. D. T. perturbent la reproduction chez les Vertébrés à des doses comparables aux précédentes).

Un certain nombre de carbamates présentent des effets cancérigènes. Cependant, les dérivés insecticides ont des compositions chimiques différentes et des essais réalisés avec le carbaryl ont démontré l'absence d'effet cancérigène (C. P. CARPENTER *et al.*, 1961).

### 2. *Toxicité pour les abeilles*

Les abeilles sont très sensibles aux carbamates, comme d'ailleurs à beaucoup d'insecticides (G. P. GEORGHIOU, E. L. ATKINS, 1964). On obtient les $DL_{50}$ suivantes en mg/kg :

| | Mouche | Blatte | Abeille | Rat |
|---|---|---|---|---|
| Carbaryl ..... | > 500 | 130 | 23 | 500-700 |
| UC 10854..... | 70-100 | 15 | 1 | 40-60 |

Cette très grande sensibilité des hyménoptères est à relier à l'absence d'un système de détoxification efficace : les synergistes augmentent relativement peu la toxicité.

### 3. *Action sur la mouche domestique* (tabl. 3)

La toxicité de la plupart des carbamates est moyenne, bien que certains, comme les systémiques NIA 10 242 et Temik présentent une efficacité très remarquable. Le Dimetan, découvert par GYSIN et ses collaborateurs (1952) a eu le grand intérêt d'être une des premières armes contre les mouches domestiques résistantes aux organochlorés. Le Baygon, un des insecticides récents les plus efficaces contre la mouche, a une activité beaucoup plus considérable que celle déterminée d'après la seule $DL_{50}$, ce composé produisant un knock-down rapide analogue à celui des pyréthrines.

Les carbamates agissent nettement sur la reproduction, la prise de nourriture et la durée de vie des mouches domestiques : l'isolane à doses sublétales réduit fortement la prise de nourriture et la production d'œufs, mais, par contre, ne semble pas agir sur la durée de vie, l'accouplement ou la fertilité des œufs. L'action est persistante et les effets se font sentir jusqu'à 20 jours après application de l'insecticide.

Des essais avec d'autres carbamates indiquent que le carbaryl, le Baygon, le dimetilan, le *m*-isopropyl-phényl N-méthylcarbamate réduisent aussi la production d'œufs tandis que le pyrolan et la physostigmine sont sans effet. Enfin, le carbaryl à 1,0 $\mu g$ par femelle réduit sensiblement la durée de vie moyenne des individus adultes.

TABLEAU 3

*Efficacité de divers insecticides sur la mouche domestique* (DL $_{50}$ topique $\mu g/g$)

| | | |
|---|---|---|
| Dieldrine ..... | 1,3 | O'Brien R. D., 1967 |
| Aldrine ..... | 1,7 | O'Brien R. D., 1967 |
| Lindane ..... | 2,0 | O'Brien R. D., 1967 |
| Dimetan..... | 2,5 | O'Brien R. D., 1967 |
| Temik..... | 4,0-5,5 | Vinopal J. H., Johansen C. A., 1967 |
| | | Metcalf R. L. *et al.*, 1967 |
| NIA 10242 ..... | 6,5 | Metcalf R. L. *et al.*, 1967 |
| 5-méthoxy Baygon | 6,5 | Metcalf R. L., Fukuto T. R., 1965 |
| | | Metcalf R. L. *et al.*, 1962 |
| D. D. T. ..... | 8,0-21,0 | O'Brien R. D., 1967 |
| Dimetilan ..... | 9,0 | Georghiou G. P., 1962 |
| Mesurol ..... | 24 | Metcalf R. L., Fukuto T. R., 1965 |
| | | Metcalf R. L. *et al.*, 1967 |
| Baygon..... | 25,5 | Metcalf R. L., Fukuto T. R., 1965 |
| | | Metcalf R. L. *et al.*, 1967 |
| | | Metcalf R. L. *et al.*, 1962 |
| UC 28982 ..... | 28,2 | Vinopal J. H., Johansen C. A., 1967 |
| Toxaphène..... | 31,0 | O'Brien R. D., 1967 |
| Pyrèthrines ..... | 57 | O'Brien R. D., 1967 |
| UC 27609 ..... | 57,5 | Vinopal J. H., Johansen C. A., 1967 |
| Zectran ..... | 60 | Metcalf R. L., Fukuto T. R., 1965 |
| | | Metcalf R. L. *et al.*, 1962 |
| UC 10854 ..... | 70-100 | Georghiou G. P., Metcalf R. L., 1962 |
| | | Georghiou G. P., 1962 |
| Matacil ..... | 80 | Metcalf R. L. *et al.* |
| Isolan ..... | 90 | Georghiou G. P., 1962 |
| Carbaryl..... | > 500 | Metcalf R. L., Fukuto T. R., 1965 |
| | | Metcalf R. L. *et al.*, 1967 |
| | | Metcalf R. L. *et al.*, 1962 |
| Banol ..... | 500 | Metcalf R. L. *et al.*, 1967 |
| Tranid ..... | 500 | Vinopal J. H., Johansen C. A., 1967 |

### 4. *Action sur les blattes et les ectoparasites*

Un des produits les plus efficaces est le Baygon, découvert en 1958 par Bayer. C'est un insecticide de contact manifestant une certaine toxicité par sa phase vapeur. L'action, très rapide, s'apparente à celle des pyréthrines, mais elle est plus durable (W. Behrenz, E. Bocker, 1965). Le composé a une bonne rémanence sur les surfaces traitées (D. Flynn, A. F. Schoof, 1966). L'efficacité est importante sur de nombreux ectoparasites : des suspensions aqueuses à 0,05 p. 100 et 0,1 p. 100 provoquent en 30 à 60 minutes l'intoxication de *Boophilus micropeus* can. (W. Behrenz, E. Bocker, 1965), fait d'autant plus intéressant que cette espèce est généralement résistante aux organochlorés. L'efficacité sur les Blattes est considérable (W. Ebeling, D. A., Reierson, R. E. Wagner, 1968 ; J. C. Keller, T. T. Liang, 1962 ; T. Ishii, M. Sherman, 1965) supérieure à celle de la plupart des insecticides classiques.

### 5. *Action sur les moustiques*

La prolifération des souches résistantes de moustiques a nécessité le développement de nouveaux produits utilisables pour la lutte contre ces vecteurs. Les carbamates toxiques pour les Culex ou les Anophèles sont assez différents des produits utilisés contre les mouches : pour donner un exemple, le 3,5-diméthoxyphényl-N-méthylcarbamate, toxique pour la mouche ne l'est pas pour les moustiques, et à l'inverse, le *m*-isopropylphényl-N-méthylcarbamate, 10 fois moins efficace que le précédent sur les mouches, est très toxique pour les moustiques (G. P. GEORGHIOU, 1963).

### 6. *Action sur les insectes des denrées*

Les tableaux 4 et 5 groupent des données sur l'efficacité de nombreux carbamates sur plusieurs espèces d'insectes des denrées. L'efficacité est faible, sauf pour quelques composés possèdant un spectre d'action suffisamment large : Mobam, Lanate, B-62 863, UC-10 854, C-8 353.

TABLEAU 4

*Pourcentage de mortalité observé après 14 jours dans de la farine contenant 1,25 p.p.m. d'insecticide*
(d'après STRONG et SBUR, 1965)

| | *Sitophilus oryzae* (L.) | *Sitophilus granarius* (L.) | *Tribolium confusum* (JACQUELIN DU VAL) |
|---|---|---|---|
| Bayer 37344 | 86 | 13 | 0 |
| — 39007 | 9 | 84 | 0 |
| — 39731 | 68 | 5 | 0 |
| — 44646 | 0 | 2 | 1 |
| Dimetan | 3 | 3 | 3 |
| Dimetilan | 1 | 3 | 0 |
| Isolan | 0 | 1 | 0 |
| Pyramat | 1 | 0 | 1 |
| Pyrolan | 6 | 0 | 3 |
| UC 10854 | 0 | 39 | 93 |
| Zectran | 1 | 1 | 0 |
| Malathion | 100 | 100 | 8 |
| Fenthion | 100 | 100 | 100 |

### 7. *Action sur les insectes nuisibles aux plantes cultivées*

En France plusieurs carbamates sont autorisés à la vente. Le minacide peut être utilisé contre le méligethe, les pucerons et les psylles des arbres fruitiers, le doryphore ; l'isolane contre les pucerons et les psylles des arbres fruitiers les pucerons de la bette-

rave et enfin le carbaryl contre le carpocapse, les tordeuses de la vigne, la tordeuse orientale du pêcher, le doryphore. Le minacide semble également être intéressant contre les vecteurs et les ectoparasites du bétail.

Le méthomyl est utilisable contre les pucerons des arbres fruitiers et les tordeuses de la grappe, le Mesurol contre les acariens, les limaces (granulés à 4 p. 100), l'aldicarbe contre les acariens, pucerons, nématodes, des cultures florales.

D'autres produits sur lesquels nous manquons encore de renseignements sont en instance d'homologation ou en autorisation provisoire de vente.

TABLEAU 5

*Pourcentage de mortalité observé après pulvérisation d'insecticide sur divers insectes des denrées*

(d'après STRONG et SBUR, 1968)

| | Insecticide appliqué par pulvérisation à la concentration ci-dessous (%) | *Sitotroga cerealella* (OLIVIER) | *Tribolium confusum* (JACQUELIN DU VAL) | *Sitophilus granarius* (L.) | *Oryzaephilus surinamensis* (L.) | *Trogoderma parabile* (L.) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Bayer 62863 | 0,01 | 79 | 0 | 23 | 88 | 0 |
| | 0,1 | 100 | 33 | 91 | 100 | 5 |
| — 78537 | 0,01 | 90 | 0 | 0 | 0 | |
| | 0,1 | 100 | 0 | 3 | 30 | 0 |
| — 39007 | 0,01 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0,1 | 95 | 0 | 5 | 33 | 0 |
| C-8353 | 0,01 | 0 | 0 | 0 | 80 | 3 |
| | 0,1 | 84 | 3 | 90 | 100 | 0 |
| Du Pont 1179 | 0,01 | 45 | 0 | 0 | 37 | 0 |
| | 0,1 | 100 | 40 | 25 | 95 | 13 |
| Mobam | 0,01 | 23 | 0 | 0 | 46 | 0 |
| | 0,1 | 100 | 23 | 30 | 100 | 35 |
| SD 8530 | 0,01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0,1 | 81 | 0 | 0 | 88 | 3 |
| Malathion | 0,01 | 64 | 0 | 0 | 53 | 0 |
| | 0,1 | 100 | 75 | 85 | 100 | 0 |

La plupart des carbamates sont aphicides (GROB H., 1952) et possèdent une activité systémique intéressante : Mesurol, Pyrolan, Isolan. Ils sont quelquefois efficaces sur les acariens, et les carbamates récents semblent sur ce point capables d'effacer la mauvaise réputation du Sevin, qui serait susceptible (ainsi que d'autres insecticides, d'ailleurs) de favoriser les pullulations d'acariens (F. CHABOUSSOU, 1963)

Deux produits semblent actuellement d'un grand intérêt pour l'avenir de la lutte chimique : le NIA 10 242 (Furadan) et le UC-21 149 (Temik).

*NIA 10 242.*

C'est un produit dont l'action systémique est très efficace et durable. Il s'est montré utilisable pour lutter contre les maladies virales du maïs (« corn stunt disease » et « maize dwarf mosaïc »), probablement par suppression des vecteurs. L'insecticide est mis dans le sol en même temps que les semis à raison de 0,2 à 0,3 kg MA/ha. Les expérimentateurs ont constaté une forte diminution de l'infection virale et une augmentation significative des rendements (A. J. KEASTER, M. L. FAIRCHILD, 1968).

A raison de 1 à 2 kg/ha, le produit est efficace contre *Pieris rapae* (L.) et *Plutella maculipennis* (CURTIS) pendant plusieurs semaines, mais pour 1 à 2 semaines seulement contre *Trichoplusia ni* (HÜBNER) (H. H. SHOREY, R. L. HALE, 1967). Dans certains cas ce composé pourrait avoir une action ovicide (J. A. COX, 1966).

Le NIA 10 242, appliqué sur de l'herbe à raison de 0,5 kg/ha, ne donne pas de résidus détectables après 15 jours. Cependant, l'herbe coupée 1 jour après le traitement et ensilée, contient encore des résidus après 1 mois. Les vaches nourries avec un tel ensilage, ne montrent pas de traces d'insecticides dans le lait (D. B. LEUCK *et al.*).

*Temik.*

Le Temik est essayé depuis 1965 en Allemagne à raison de 1-3 kg/MA/ha, en une seule application. Les résultats sont encourageants sur le houblon, la pomme de terre, la betterave à sucre, les plantes ornementales. A 4-6 kg MA/ha, on constate un effet nématicide permettant une augmentation des rendements en pommes de terre et betteraves à sucre (H. NOLLE, A. SCHNEIDER, 1967). Le Temik serait légèrement phytotoxique pour le coton : appliqué à raison d'un kg/ha, il affecte la plante, on note seulement une légère réduction de poids sec. Les doses supérieures, 3 à 5 kg/ha, ont une phytotoxicité beaucoup plus considérable (J. HACSKAYLO, 1968).

Nous ne nous étendrons guère sur les applications agricoles des carbamates, l'intérêt d'un produit ne pouvant s'estimer que sur le terrain par des essais nombreux et systématiques, les conditions locales jouant un rôle non négligeable.

## III. — MÉTABOLISME

Le métabolisme des carbamates est extrêmement complexe : les voies de dégradation possibles sont très nombreuses, et les différences quantitatives et qualitatives entre métabolites d'espèces animales différentes, expliquent de façon assez satisfaisante la sélectivité des carbamates insecticides.

Les études de métabolisme chez les Insectes ont commencé en 1961 (M. E. ELDERFAWI, W. M. HOSKINS), avec le Carbaryl. Depuis, les remarquables travaux entrepris aux U. S. A. par CASIDA, METCALF, FUKUTO et leurs équipes, ont fourni d'utiles éclaircissements à ces problèmes.

La méthode d'analyse la plus couramment utilisée fait appel à des carbamates marqués au $^{14}C$, en différents endroits de la molécule. Ces produits sont incubés avec des broyats d'abdomen de mouche ou bien des fractions microsomiales de foie de rat, enrichis éventuellement en $NADPH_2$ ou $NADH_2$. Les microsomes sont le siège de nombreuses réactions de dégradation oxydative, nous en verrons plus loin quelques exemples. Les produits de réaction organosolubles sont ensuite extraits

et analysés, le plus souvent par chromatographie en couche mince. Cependant cette méthode, ou ses variantes, ne permet pas un isolement complet et un certain nombre de métabolites échappe à l'examen :

1° Une partie plus ou moins importante du composé initial n'est pas métabolisée par le système enzymatique utilisé : ainsi, avec le système microsomes de foie de rat-$O_2$-$NADPH_2$, les composés les plus dégradés sont le Banol, le Zectran, l'Isolan, puis le carbaryl, le Mesurol et le Dimetilan et les plus stables, le Baygon, le Matacil, l'HRS-1422 et l'UC-10854.

2° Il se produit des pertes à l'incubation sous forme de $CO_2$ dégagé (vraisemblablement par l'intermédiaire d'un ion carbonate) ou d'acétone (dépropylation du Baygon), qui peuvent se chiffrer à environ 10 p. 100.

3° Les fractions hydrosolubles ne sont pas analysées, les dérivés conjugués (sulfates, glucuronides) échappent ainsi à l'analyse. Le Banol et le Mesurol donnent 50 p. 100 de métabolites hydrosolubles, les autres composés environ 20 p. 100. (On notera que les métabolites hydrosolubles sont plus nombreux quand on ajoute $NADPH_2$ au système au lieu de $NADH_2$.)

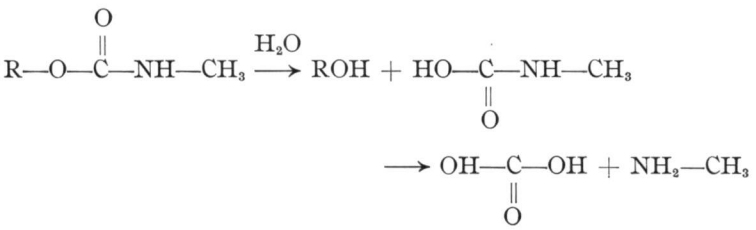
4° Pertes possibles par carbamylation des protéines (microsomiales ou autres.) L'agent carbamylant serait le carbamate lui-même ou les métabolites.

5° Enfin, les conditions de préparation des homogénats de microsomes jouent un rôle essentiel. M. TSUKAMOTO, J. E. CASIDA (1967) ont démontré une amélioration des propriétés oxydantes des fractions microsomiales par incorporation au milieu d'albumine de sérum de bœuf, qui agirait en se combinant à des composés inhibiteurs d'origine encore inconnue, peut-être des acides gras. (cf. métabolisme du Baygon) (H. B. MATTHEWS, E. HODGSON, 1966).

### 1. *Principales voies de métabolisme*

1° *Hydrolyse.*

Cette voie de métabolisme est quantitativement peu importante chez la plupart des insectes au contraire des Vertébrés. Par hydrolyse des carbamates de phényle on obtient le phénol et l'acide méthylcarbamique, instable, qui se transforme en carbonate et ensuite en $CO_2$. Le métabolisme du 1-naphtol (dans le cas du carbaryl) et de la méthylamine ont été étudiés chez les Mammifères. La méthylamine se décompose en formaldéhyde, acide formique et $CO_2$ (H. SCHIEVELBEIN, E. F. WERLE, 1957 ; V. G. WERNER, N. SEILER, H. L. SCHMIDT, 1961). Le naphtol donne des dérivés conjugués : sulfate de 1-naphtyle, sulfate de 2-hydroxy-1-naphtyle, glucuronate de 1-naphtyle, N-acétyl-S-(1-naphtyl) cystéine, glucuronate de 1,2-dihydro-2-hydroxy-1-naphtyle (L. C. TERRIÈRE, R. S. BOOSE, W. T. ROUBAL, 1961).



2° *N-déalkylation.*

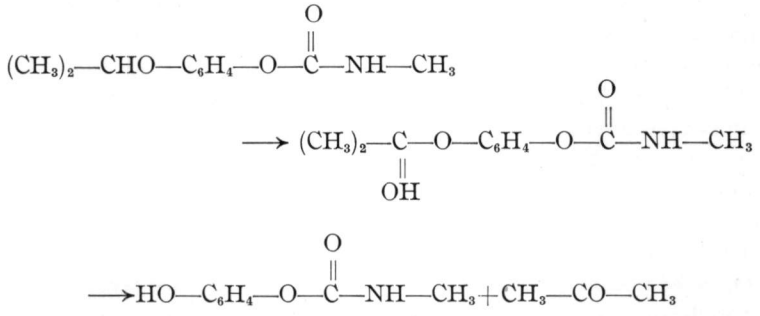
C'est une réaction catalysée par les oxydases microsomiales :

$$R{-}O{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{-}NHCH_3 \xrightarrow{H_2O} R{-}O{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{-}NHCH_2OH \rightarrow R{-}O{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{-}NH_2 + H_2C=O$$

$$H_2C=O \longrightarrow CO_2 + H_2O$$

3° *O-déalkylation.*

Le processus est contrôlé également par les oxydases microsomiales : c'est une voie de détoxication importante du Baygon :



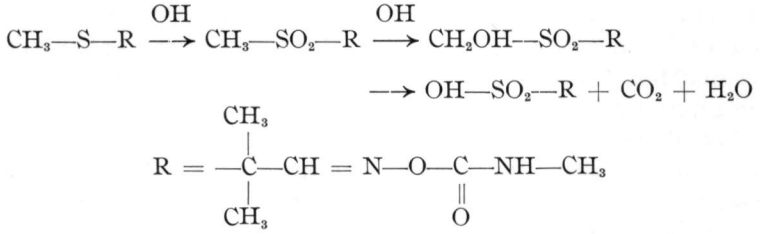
$$(CH_3)_2{-}CHO{-}C_6H_4{-}O{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{-}NH{-}CH_3$$

$$\longrightarrow (CH_3)_2{-}\overset{\overset{OH}{|}}{C}{-}O{-}C_6H_4{-}O{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{-}NH{-}CH_3$$

$$\longrightarrow HO{-}C_6H_4{-}O{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{-}NH{-}CH_3 + CH_3{-}CO{-}CH_3$$

4° *S-déalkylation* (Mesurol et Temik). Formation de sulfoxydes et de sulfones.

Le Temik serait décomposé comme ci-dessous :



$$CH_3{-}S{-}R \xrightarrow{OH} CH_3{-}SO_2{-}R \xrightarrow{OH} CH_2OH{-}SO_2{-}R$$

$$\longrightarrow OH{-}SO_2{-}R + CO_2 + H_2O$$

$$R = \begin{array}{l} CH_3 \\ | \\ -C- \\ | \\ CH_3 \end{array} CH = N{-}O{-}\overset{\overset{O}{\|}}{C}{-}NH{-}CH_3$$

5° *Hydroxylation du cycle benzénique.*

C'est une des voies de dégradation les plus importantes chez la mouche domestique. Les composés obtenus varient suivant le carbamate employé, on en donnera quelques exemples particuliers plus loin.

### 2. *Métabolisme du baygon*

Chez les mouches, le métabolite essentiel est le dérivé 5-hydroxy-Baygon (SHRIVASTAVA 1967). On trouve aussi le dérivé N-hydroxyméthylé qui est probablement intermédiaire dans la production du N-déméthyl-Baygon.

L'hydroxylation du carbone tertiaire du groupement isopropoxy, donne un intermédiaire instable, se décomposant en dépropyl-Baygon et en acétone, partiellement volatilisée à partir des mouches *in vivo*. La plupart des produits d'hydroxy-

lation sont ultérieurement éliminés sous forme de conjugués (glucuronates) (S. P. SHRISVATAVA, 1967).

Le métabolisme est le même chez les mouches R(1) et S(1), mais la vitesse de métabolisation est plus forte chez les R. La même différence se retrouve chez *Culex* sp. (G. P. GEORGHIOU, 1965). Cependant, d'autres auteurs (R. L. METCALF, M. F. OSMAN, T. R., FUKUTO 1967) estiment que les R absorbent et excrètent un peu plus que les S, tout en confirmant l'importance majeure de la *o*-dealkylation dans le métabolisme du Baygon : des mouches traitées au N-methyl-$^{14}$C-Baygon expirent 1 à 2 p. 100 de la dose absorbée sous forme de $^{14}CO_2$, tandis qu'avec l'isopropoxy-$^{14}$C-Baygon, ce pourcentage passe à 30 p. 100.

Le métabolisme est très variable suivant les espèces d'insectes : par exemple, la *o*-déalkylation domine chez la mouche, le moustique, l'abeille, tandis que l'hydrolyse est proportionnellement plus importante chez *Blatella germanica* et encore plus chez *Periplaneta americana*.

Chez le rat (J. G. KRISHNA, J. E. CASIDA, 1966), le métabolisme est un peu différent : en 48 heures, avec du carbonyl-$^{14}$C-Baygon, 31 p. 100 est expiré sous forme de $CO_2$ et 60 p. 100 passe dans les urines ; avec du méthyl-$^{14}$C-Baygon, ces pourcentages sont respectivement 21 p. 100 et 70 p. 100, et avec de l'isopropoxy-$^{14}$C-Baygon, 30 p. 100 et 72 p. 100.

Le métabolisme oxydatif du Baygon par le système $NADPH_2$-microsomes de mouches-$O_2$, a nécessité l'utilisation de méthodes convenables pour diminuer l'inhibition naturelle des systèmes enzymatiques (M. TSUKAMOTO, J. E. CASIDA, 1967). Les auteurs ont pu montrer que l'albumine de sérum de bœuf (BSA) augmente l'oxydation microsomiale des méthylcarbamates et stabilise les préparations, bien que l'albumine seule ne dégrade pas le Baygon : en l'absence de BSA, l'activité des systèmes enzymatiques est détruite en 5 heures à 20°C, tandis qu'avec BSA, il faut 12 heures à 30°C pour obtenir le même résultat. Le BSA agirait en minimisant l'influence des inhibiteurs naturels, composés sur lesquels on possède peu de données, mais qu'on suppose être des acides gras.

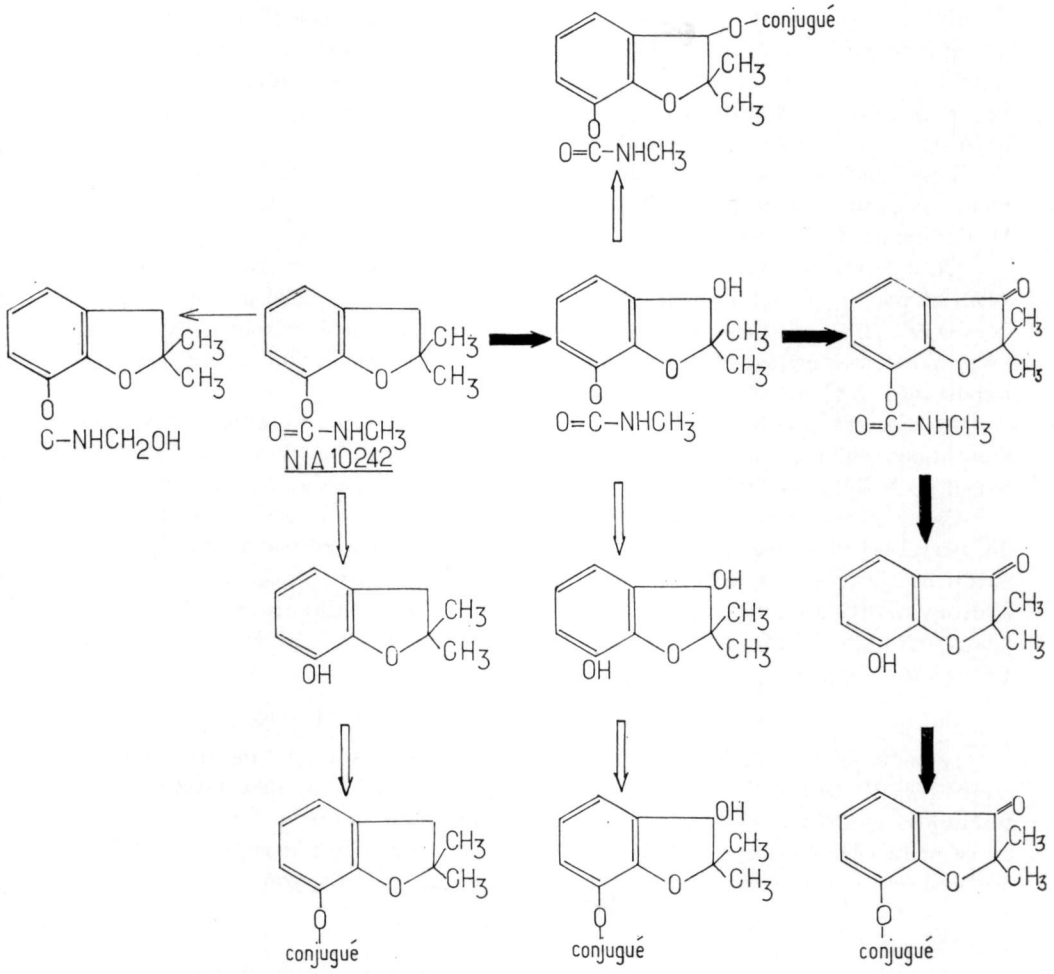
Le métabolisme du Baygon par ce système implique peu ou pas d'hydrolyse du groupe ester et donne 3 métabolites principaux, par ordre d'importance : le 2-isopropoxy-5-hydroxyphényl-N-méthylcarbamate, le 2-hydroxy-phényl-N-méthylcarbamate, et le 2-isopropoxyphenyl-N-hydroxyméthylcarbamate (M.TSUKAMOTO, J. E. CASIDA, 1967).

Chez le rat (E. S. OONITHAN, J. E. CASIDA, 1968), le Baygon produit 11 métabolites organosolubles, dont le N-hydroxy-Baygon, le 2-isopropoxyphénol, le 4-hydroxy-Baygon et le 5-hydroxy-Baygon.

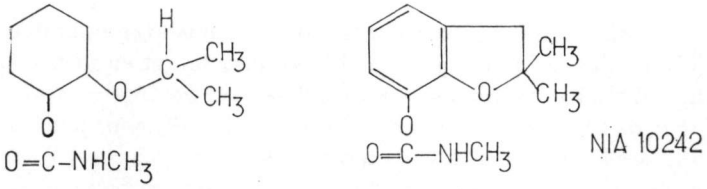
### 3. *Métabolisme du carbaryl*

La première étude importante sur le métabolisme d'un carbamate est celle d'ELDEFRAWI et HOSKINS, en 1961, avec le carbaryl. Le carbaryl, marqué au $^{14}$C sur le cycle benzénique était appliqué localement sur *Musca domestica*, *Oncopeltus fasciatus*, *Blatella germanica*. Le carbaryl est rapidement absorbé (75 p. 100 en 4 h), métabolisé et excrété par les mouches ($DL_{50}$ : 20 µg/femelle). Chez *Oncopeltus fasciatus*, l'absorption est plus lente (40 p. 100 de la dose en 8 h), mais le métabolisme

(1) R = Résistantes ; S = sensibles




1) Métabolisme du NIA 10242




2) Analogie structurale du Baygon et du NIA 10242

FIG. 3

et l'excrétion sont également lents, ce qui explique une $DL_{50}$ relativement faible de 0,5 µg insecte. Chez *Blatella*, en revanche, le carbaryl est absorbé lentement et métabolisé rapidement et la $DL_{50}$ passe à 20 µg/femelle. Les auteurs ont obtenu 3 métabolites chez *Musca*, 1 chez *Oncopeltus* et 6 chez *Blatella*. *Blatella germanica* hydrolyse le carbaryl en donnant du 1-naphtol et des dérivés conjugués du 1-naphtol (T. Y. Ku, J. L. Bishop, 1967). D'une manière générale, chez *Blatella* et *Musca*, les R ont un métabolisme plus intense que les S.

Les mouches absorbent 85 à 90 p. 100 du carbaryl en 24 h : 1 p. 100 seulement est expiré sous forme de $CO_2$, et 35-45 p. 100 dans les excreta (R. L. Metcalf, M. F. Osman, T. R. Fukuto, 1967).

Chez le rat, le 1-naphtol-$^{14}$C-carbaryl est expiré pour 0,2 p. 100 sous forme du $^{14}CO_2$ et pour 75 p. 100 dans les urines ; le N-méthyl-$^{14}$C-carbaryl produit 12 p. 100 de $CO_2$ et 58 p. 100 passe dans les urines, tandis que pour le carbonyl-$^{14}$C-carbaryl les proportions sont respectivement de 25 p. 100 et 65 p. 100, indiquant une hydrolyse importante (J. G. Krishna, J. E. Casida, 1966).

Avec le système $NADPH_2$-microsomes du foie de rat-$O_2$, on obtient 11 métabolites organo-solubles, dont le 1-naphtol, le 4-hydroxy-carbaryl, le 5-hydroxy-carbaryl, le N-hydroxyméthyl-carbaryl, et le 5,6-dihydro-5,6-dihydroxy-carbaryl.

Chez *Anthonomus grandis* Boheman et *Heliothis zea* Boddie traités avec du 1-naphtyl-$^{14}$C-carbaryl, on obtient de nombreux métabolites hydrosolubles, et parmi les dérivés non hydrosolubles, on a identifié le 1-naphtol, le 1-naphtyl-N-hydroxyméthylcarbamate, le 1-hydroxy-5,6-dihydro-5,6-dihydroxynaphtalène, le 5,6-dihydro-5,6 dihydroxy-1-naphtyl-N-méthylcarbamate (N. R. Andrawes, H. W. Dorough, 1967).

### 4. *Métabolisme du Furadan* (NIA 10 242) (fig. 3)

Le métabolisme est identique dans ses grandes lignes à celui des autres carbamates (H. W. Durough, 1968 ; R. L. Metcalf *et al.*, 1968) : hydroxylation du cycle furanique, hydrolyse, conjugaison des métabolites. La figure 3 donne un schéma de ce métabolisme (d'après R. L. Metcalf *et al.*, 1968). On remarquera au passage une certaine analogie structurale entre le NIA 10242 et le Baygon.

## IV. — MODE D'ACTION DES CARBAMATES INSECTICIDES

### 1. *La cholinestérase chez les insectes*

Les insecticides du groupe des carbamates sont de puissants inhibiteurs de la cholinestérase. Cette enzyme, très répandue chez les insectes, et en forte concentration, a fait l'objet d'études nombreuses et détaillées ; on en trouvera une mise au point dans la revue de Chadwick (1963) et de Boistel (1968), nous nous contenterons ici d'en rappeler les principales caractéristiques.

Les cholinestérases font partie des hydrolases des esters carboxyliques : parmi ces enzymes, on trouve les hydrolases des esters carboxyliques en général (aliestérases), les hydrolases des esters du glycérol (lipase), les hydrolases des acylcholines (pseudo-ChE [1]) et enfin l'hydrolase de l'ACh (AchE vraie). La distinction entre ces diffé-

[1] ChE : cholinestérase ; AChE : acétylcholinestérases ; ACh : acétylcholine.

rentes enzymes se faisant par le type de substrat hydrolysé et par les inhibiteurs spécifiques employés.

La détermination de l'activité cholinergique se fait généralement par une méthode manométrique (1) : l'hydrolyse de l'ACh produit de l'acide acétique qui réagit sur le carbonate de sodium pour donner un dégagement de $CO_2$ dont on mesure l'intensité. Les activités obtenues sont en général fortes, supérieures à celles obtenues chez les Vertébrés. Ainsi chez *Musca domestica*, la cholinestérase du cerveau hydrolyse 11 micromoles ACh/mg de tissu et par heure (à 37°) contre 2,5 micromoles pour l'abeille et 0,36 micromole pour la souris.

L'acétylcholinestérase du cerveau de mouche présente une capacité maximum d'hydrolyse pour l'ACh : des essais avec une série d'esters aliphatiques ont montré que l'hydrolyse dépend de la longueur de la molécule et de la composition des 2 fractions acide et alcool : l'hydrolyse est maximum pour l'acétate de 3, 3-diméthylbutyle (la vitesse d'hydrolyse est égale à 83 p. 100 de celle des l'acétylcholine), isostère carboné de l'ACh (R. L. METCALF, R. B. MARCH, M. G. MAXON, 1953). Des études détaillées ont établi que le substrat (ACh) est lié à l'enzyme en 2 points : le groupe électrophilique C = O du substrat est lié à un site cationique par une attaque nucléophilique sur un azote de la séquence peptidique : glycyl-aspartyl-séryl-glycyl. A une distance d'environ 5 Å, un site anionique (probablement le groupement $COO^-$ d'un acide aspartique ou glutamique) attire l'ammonium quaternaire de la choline par des liaisons électrostatiques. En plus, deux des groupes méthyle voisins de l'ammonium quaternaire seraient liés à la surface de l'enzyme par des liaisons du type Van der Waals (R. L. METCALF, T. R. FUKUTO, M. Y. WINTON, 1962) (fig. 1).

### 2. *Pharmacologie*

Les carbamates agissent chez les Mammifères comme des drogues autonomiques stimulant les structures innervées par des nerfs cholinergiques. Cette action parasympathicomimétique provient d'une accumulation locale d'acétylcholine, résultant de l'inhibition de la cholinestérase. On remarquera que le iodométhylate de pyridine-2-aldoxime (PAM), efficace dans les cas d'empoisonnements par les organophosphorés, ne doit pas être employé comme antidote des carbamates, son action pouvant même aggraver les symptômes. On emploiera l'atropine comme contrepoison.

### 3. *Effets physiologiques*

Les battements du cœur isolé de *Periplaneta americana* sont accélérés par l'acétylcholine à $10^{-9}$ M. Un résultat identique est obtenu en appliquant des organophosphorés et des carbamates. Cependant, à la différence des organophosphorés qui modifient seulement le rythme cardiaque, les carbamates influent aussi sur les caractéristiques des battements cardiaques : des études ultérieures seraient nécessaires pour préciser l'action exacte des carbamates (R. L. METCALF, M. Y. WINTON, T. R. FUKUTO, 1964).

(1) D'autres méthodes sont utilisables : Δph pour la cholinestérase sérique, colorimétrie.

### 4. *Inhibition de la cholinestérase*

On n'entrera pas dans le détail des mécanismes de l'inhibition par les carbamates, mécanisme assez analogue, dans ses grandes lignes, à celui des organophosphorés (pour une étude cinétique détaillée, cf. K. HELLENBRAND, 1967 ; WILSON *et al.*, 1960 ; WILSON *et al.*, 1961).

1° Formation d'un complexe réversible enzyme-substrat.

2° Carbamylation de l'enzyme ;

3° Décarbamylation de l'enzyme (hydrolyse).

$$E-OH + A.X \underset{k_1}{\overset{k_1}{\rightleftarrows}} E\,OH.AX \xrightarrow{k_2} E\,OA \xrightarrow[H_2O]{k_3} EOH + A^-$$

enzyme — complexe réversible — enzyme carbamylé

Le mécanisme inhibiteur est la résultante d'une forte affinité de l'enzyme pour le carbamate, combinée avec un faible taux de décarbamylation.

On notera que les carbamates insecticides ne sont pas des inhibiteurs aussi spécifiques que l'ésérine, en particulier ils sont susceptibles d'inhiber *in vivo* et *in vitro* les aliestérases (F. W. Jr PLAPP, W. S. BIGLEY, 1961). Il faut remarquer également une différence importante entre les carbamates utilisés à des fins médicales, qui sont des composés ionisés et les carbamates insecticides, qui ne possèdent pas cette caractéristique (M. KOLBEZEN *et al.*, 1954). La raison la plus vraisemblable est la protection de la cholinestérase du système nerveux central des Insectes par une barrière imperméable aux composés ionisés (des expériences récentes suggèrent même que cet effet de barrière serait une caractéristique du système nerveux dans son ensemble, et pas seulement de la gaine nerveuse (M. E. ELDEFRAWI *et al.*, 1967).

Enfin, la possibilité d'une action directe du carbamate insecticide sur les récepteurs de l'acétylcholine au niveau post-synaptique (D. NACHMANSOHN, 1959) n'est pas exclue.

### 5. *Relation toxicité-inhibition enzymatique*

Nous avons parlé jusqu'ici de l'inhibition de la cholinestérase : il reste à établir la corrélation entre cette inhibition (mesurée par l'$I_{50}$, c'est-à-dire la concentration molaire d'inhibiteur qui réduit de 50 p. 100 l'activité de l'enzyme) et la $DL_{50}$ ; or, cette corrélation est apparemment faible ; le carbaryl, qui est *in vitro* un inhibiteur plus actif que le Dimetilan, montre chez la mouche domestique, une toxicité bien inférieure à celle du Dimetilan. Ces discordances ont heureusement pu être expliquées en grande partie, grâce aux synergistes : la toxicité apparemment faible de certains composés vient d'un métabolisme extrêmement rapide : le blocage de ce métabolisme par les synergistes rétablit la toxicité.

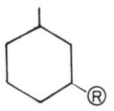
Jusqu'à plus ample information, la toxicité des carbamates insecticides apparaît liée à leur action inhibitrice sur la cholinestérase. Sans que l'on sache d'ailleurs pourquoi, l'inhibition de la cholinestérase provoque la mort des insectes : alors que la séquence des événements conduisant de l'intoxication par un anticholinestérasique à la mort est parfaitement connue chez les Vertébrés, on ne peut en dire autant chez les Insectes.

L'insecte ne possède pas de système cholinergique au niveau de sa jonction neuro-musculaire et, de plus, la $DL_{50}$ de mouches décapitées est la même que celle de mouches intactes. La question reste posée, de savoir quelle est la cause directe de la mort de l'insecte intoxiqué par un inhibiteur de la cholinestérase.

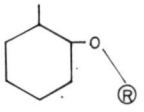
### 6. *Relation toxicité-structure*

L'idée de base pour le développement de la synthèse des carbamates insecticides, est l'obtention de composés ayant une ressemblance suffisante avec l'ACh (R. L. METCALF, R. R. FUKUTO, 1965), c'est-à-dire pouvant être attirés par les sites anioniques et cationiques de l'enzyme, et de plus, dépourvus de groupements ionisés (ammonium quaternaire de l'ACh), pour pouvoir pénétrer facilement la barrière nerveuse. De très nombreux dérivés des phénylcarbamates ont été systématiquement étudiés par METCALF, FUKUTO et leurs collaborateurs (1965, 1967) : dérivés halogènes alkylés, alkoxylés, alkylthiophénylés, disubstitués, etc.

Ces auteurs ont mis en évidence que le principal facteur d'affinité du substrat pour l'enzyme est d'ordre stérique. Pour les phénylcarbamates substitués, les meilleurs substituants, du point de vue de l'action anticholinestérasique sont : *tert*-butyl = isopropyl > éthyl > méthyl > non substitués, avec une position méta préférentielle. La place de la substitution est très importante, par exemple pour les dérivés isopropyl ortho, méta, para, le taux d'action anticholinestérasique est respectivement de 10, 200, 1. Par contre, avec les dérivés isopropoxy, on obtient les valeurs respectives 145, 10, 1. Ceci s'explique par des considérations d'ordre stérique, l'oxygène du groupement isopropoxy décalant la portion alkylée vers une zone où se trouverait normalement un groupement isopropyl en position méta.




Dérivé isoprovyl
(R : isopropyl)



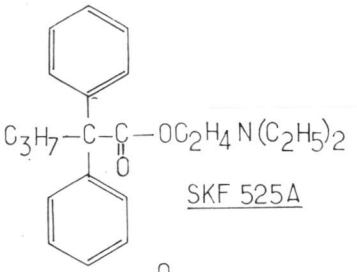

Dérivé isopropoxy

## V. — SYNERGISME (fig. 4)

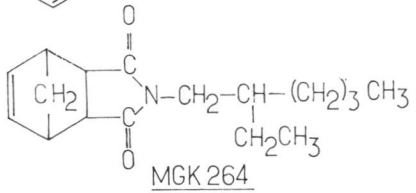
C'est en 1958 que MOOREFIELD mit en évidence le synergisme des carbamates avec un certain nombre de composés déjà connus comme synergistes des pyréthrines : le mélange de pipéronyl butoxyde (5 parties) et de *m-tert*-butyl-phényl-N-méthyl-carbamate (1 partie), diminue fortement la $DL_{50}$ (H. H. MOOREFIELD, 1958).

GEORGHIOU et ses collaborateurs sélectionnèrent des mouches résistantes avec le *m*-isopropylphényl-N-méthylcarbamate : après 7 générations, la $DL_{50}$ passait de 2 µg/femelle à plus de 100 µg/femelle : l'application de pipéronyl butoxyde ramenait ce dernier chiffre à 0,88 µg/femelle (G. P. GEORGHIU, R. L. METCALF, R. B. MARCH, 1961).

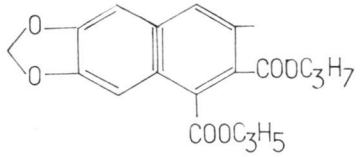
On doit cependant garder à l'esprit que la majeure partie des études de syner-



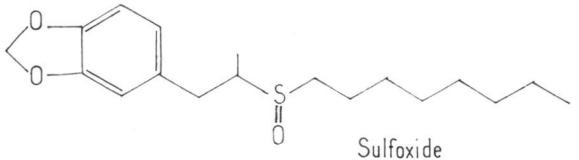
SKF 525A



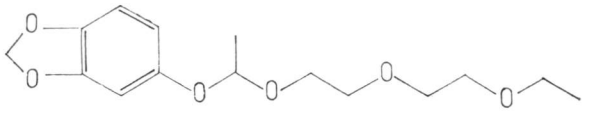
MGK 264



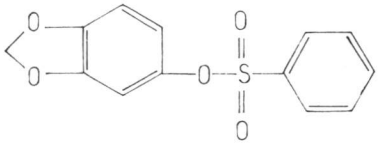
n-propylisome



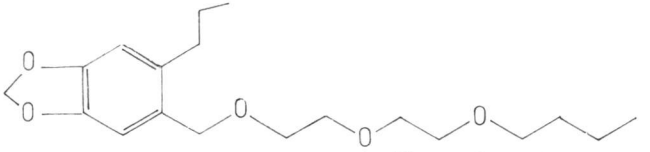
Sulfoxide



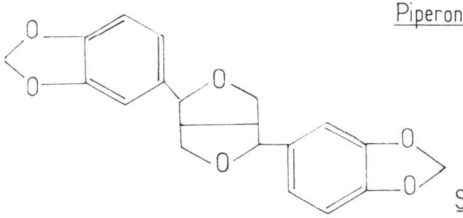
Sesamex



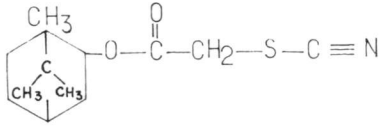
3,4-Methylene dioxyphenyl benzenesulfonate



Piperonylbutoxyde



Sesamine



Thanite

Synergystes

FIG. 4

gistes se fait sur *Musca domestica* et que les synergistes efficaces contre la mouche, ne le sont pas toujours envers d'autres espèces : il est possible et même vraisemblable que la spécificité existe autant pour les synergistes que pour les insecticides eux-mêmes. Chez *Prodenia eridania* par exemple, insecte métabolisant très rapidement le carbaryl, les synergistes classiques ne sont pas actifs : le 1-naphtyl-N-hydroxy-N-méthylcarbamate (UC 22708), qui est, lui, un synergiste efficace du carbaryl chez cet insecte, ne l'est pas chez la mouche domestique (M. H. J. WEIDEN, H. H. MOOREFIELD, 1965). De même que les synergistes des carbamates, utilisables chez la mouche, ne le sont en général pas chez les moustiques (G. P. GEORGHIOU, R. L. METCALF, 1961).

### 1. *Les dérivés du méthylènedioxyphényle*

Ces composés étaient déjà connus comme synergistes des pyréthrines. On en trouvera quelques exemples dans la figure 4. Les dérivés du méthylènedioxyphényle doivent leur action synergiste à la présence du cycle méthylènedioxy (M. E. ELDEFRAWI *et al.*, 1960 ; H. H. MOOREFIELD, 1960 ; T. R. FUKUTO *et al.*, 1962). L'importance majeure de ce cycle a été établie par MOOREFIELD et WEIDEN (1964), qui démontrèrent que ce groupe ne pouvait être remplacé par des structures moléculaires voisines (des groupements diméthoxy par exemple). Le 1,2-méthylènedioxybenzène n'a pas d'activité synergiste, par contre le 1,2-méthylènedioxynaphtalène et le 2,3-méthylènedioxynaphtalène sont des synergistes très actifs (R. L. METCALF, 1966). La présence de 2 atomes d'hydrogène libres dans le cycle méthylènedioxy est essentiel à l'activité : leur remplacement par du deutérium réduit l'activité des synergistes de 20 p. 100 à 50 p. 100 (D. J. HENNESSY, 1965). Enfin, notera que certains composés sont capables d' « autosynergisme », tel onle 3,4-méthylènedioxyphényl-N-méthylcarbamate, qui est un composé très toxique, bien que de faible activité anticholinestérasique, et non synergisé par le pipéronyl butoxyde (T. R. FUKUTO *et al.*, 1962).

On remarquera, à ce sujet, que le 3,4-méthylènedioxyphényl-N-butoxyéthoxyéthylcarbamate, non toxique pour la mouche domestique, est un synergiste de pyréthrines (H. I. THAYER, R. J. HARTLE, A. MALLIS, 1965). Un carbamate non insecticide peut aussi synergiser un carbamate insecticide (F. W. Jr PLAPP, T. M. VALEGA, 1967 ; H. T. GORDON, M. E. ELDEFRAWI, 1960).

### 2. *Les dérivés des organothiocyanates*

EL-SEBAE *et al.* (1964) ont montré que des composés renfermant le groupement S—C ≡ N possédaient une forte activité de synergiste. Un des plus connus actuellement est le thiocyanate d'isobornyle (Thanite). Il semble que les organothiocyanates ont un mode d'action semblable à celui des dérivés du méthylène dioxyphényle, mais il n'est pas sûr que le site d'action soit le même.

### 3. *Autres composés*

Les composés, que l'on trouvera dans la figure (4), ont été développés initialement en vue de recherches pharmacologiques pour leur action sur les oxydases

(la monoamine oxydase notamment) et ils se sont révélés utilisables comme synergistes des insecticides.

L'octachlorodipropyl éther, décrit comme un synergiste des pyréthrines par ADOLPHI en 1958, s'est avéré efficace comme synergiste des carbamates chez la mouche domestique ( G. P.GEORGHIOU, R. L. METCALF, 1961). D'autres composés, comme le 2-(3,5-dichloro-2-biphényloxy) triéthylamine sont susceptibles d'activité synergiste (H. H. MOOREFIELD, E. R. TEFFT, 1959).

Des dérivés acétyléniques comme le 1-naphtyl-3-butynyl éther sont doués également d'activité synergistique (avec ce composé et du carbaryl le taux de synergisme atteint 176,5). Ce dernier type de composé pourrait agir sur les oxydases, mais aussi en formant des complexes avec certains métaux tels que Fe, Cu, Mg, qui jouent un rôle essentiel comme cofacteurs enzymatiques (R. M. SACHER, R. L. METCALF, T. R. KUKUTO, 1968).

### 4. *Mode d'action des synergistes*

L'hypothèse la plus généralement admise pour expliquer l'action des synergistes est l'interférence de ce type de composé avec le mécanisme de dégradation du carbamate.

Entre autres arguments, on constate que la toxicité des carbamates est directement proportionnelle à leur activité anticholinestérasique, chez des mouches traitées au pipéronyl butoxyde (selon FUKUTO, le rapport de la $DL_{50}$ du carbamate seul à la $DL_{50}$ du carbamate + synergiste, c'est-à-dire le taux de synergisme, est une mesure de la détoxification relative du composé). On explique ainsi les discordances observées entre $DL_{50}$ et $I_{50}$, quand le toxique est appliqué sans synergiste, d'une part, et d'autre part, ceci explique pourquoi les souches résistantes voient leur susceptibilité rétablie après application de pipéronyl butoxyde.

On considère que les synergistes agissent par inhibition du métabolisme oxydatif : des fractions microsomiales d'homogénats de mouches, sont capables d'hydroxyler le naphtalène, la réaction pouvant être inhibée par le pipéronyl butoxyde et par les dérivés du cycle méthylènedioxy (W. W. PHILLEO, R. D. SCHONBROD, 1965). Selon METCALF (1966), les dérivés du méthylènedioxyphényle sont des inhibiteurs des phénolases, lesquelles détoxifient les phénylcarbamates par hydroxylation du cycle benzénique. Des essais ont montré que le tyrosinase soluble purifié de *Musca domestica*, accepte les carbamates comme substrat. Le taux de synergisme dépendrait en définitive de l'effet inhibiteur intrinsèque du composé, et de sa capacité à atteindre le site d'action.

## VI. — PHÉNOMÈNES DE RÉSISTANCE

GEORGHIOU et MELCALF, en 1961, comparèrent la détoxication du *m*-isopropylphényl-N-méthylcarbamate chez des mouches sensibles (S — NAIDM) et résistantes (R mip — 1). Bien que l'absorption soit deux fois plus rapide chez les R que chez les S, les S accumulent 4 fois plus de toxique non dégradé que les R.

Le pipéronyl butoxyde supprime totalement la résistance : les R traitées préa-

lablement avec ce produit accumulent 17 fois plus de toxique que les R non traitées.

Le métabolisme est plus intense chez les R que les S et constitue le facteur principal de la résistance : 2 heures après l'application du carbamate, les S en ont métabolisé 23 p. 100, les R 85 p. 100 et les R prétraitées au pipéronyl butoxyde, 65 p. 100 (G. P. GEORGHIOU, R. L. METCALF, 1961).

Une étude ultérieure de PLAPP et ses collaborateurs attribue également la résistance à l'Isolan chez la mouche à un métabolisme plus rapide, bien que la différence soit moins nette que dans le cas précédent : 92 p. 100 de la dose absorbée est métabolisée en 1 heure chez les R, contre 70 p. 100 chez les S. Les auteurs ont remarqué que le taux d'aliestérase chez les R est égal à 50 p. 100 de celui des S (F. W. PLAPP, G. A. CHAPMAN, W. S. BIGLEY, 1964).

En règle générale, la résistance aux carbamates n'atteint pas des taux comparables à ceux enregistrés pour les organochlorés. On a étudié l'apparition de la résistance au Baygon chez les larves de *Culex pipiens fatigans* (WIEDEMANN). La sélection a été opérée au niveau de la $DL_{80-95}$, pendant 35 générations : le taux de résistance qui était de 4 à la $F_1$ a atteint progressivement 25 à la $F_{35}$, la résistance chez les adultes augmentant de 3 à 5 fois.

Par contre, la sélection sur les adultes donne un taux de résistance de seulement 2,7 chez les larves et de 5 à 8 chez les adultes, indiquant qu'en plus de la résistance commune aux 2 stades, il y a des mécanismes particuliers à chaque stade évolutif (G. P. GEORGHIOU, R. L. METCALF, F. E. GIDDEN, 1966).

La résistance croisée s'étend aux carbamates de structure voisine, au D. D. T., au malathion, mais elle est moindre pour des carbamates de structure différente (G. P. GEORGHIOU, 1963).

D'autres expériences chez *Anopheles albimanus*, résistant au D. D. T. et à la dieldrine, après sélection avec l'AC 5727, ont montré sur 17 générations une faible augmentation de la résistance (2,8 fois) et ce qui est extrêmement intéressant, une diminution de la résistance au D. D. T. et à la dieldrine (G. P. GEORGHIOU, R. L. METCALF, 1963).

D'autres espèces d'insectes peuvent développer une résistance aux carbamates : des blattes récoltées dans la nature, se montrent résistantes au Baygon (9 à 15 fois), *Blatella germanica*, résistante au Carbaryl, développe une résistance de 6 à 13 fois pour le Mobam, de 2 à 3 fois pour le Baygon et l'UC 10854) (I. C. MCDONALD, D. G. COCHRAN, 1968).

*Sitophilus granarius*, sélectionné au niveau de la $DL_{50-70}$ avec du Baygon, voit en 14 générations sa $DL_{50}$ s'accroître de 7,5 fois pour le Baygon et de 2,5 fois pour le D. D. T. (V. KUMAR, F. O. MORRISON, 1967).

Une race de *Pediculus humanus humanus*, sélectionnée avec du Carbaryl montrait à la $F_{55}$ un taux de résistance de 4. Cependant à la $F_{71}$, le taux de résistance est de 67, en même temps que la résistance au D. D. T. augmente et que celle au Lindane diminue.

D'une manière générale, la résistance à un carbamate se développe d'autant plus rapidement que le composé initial est moins toxique (A. J. FORGASH, E. J. HANSENS, 1960) : on induit rapidement la résistance par sélection de mouches domestiques avec du carbaryl mais pas avec de l'UC 10854 (H. H. MOOREFIELD, 1960).

Très récemment, MELOU a mis en évidence un aspect extrêmement intéressant

de la résistance des insectes au carbaryl, qu'il a appelé l'effet choc : l'auteur a utilisé des souches de Drosophiles, testées et sélectionnées avec du carbaryl, mais avec des temps de contact très courts, de l'ordre de 5 minutes. Si on sélectionne une souche, par des temps de contact courts, on constate qu'elle développe très rapidement une résistance modérée à des tests longs classiques. D'autre part, si on sélectionne une souche par une méthode classique, c'est-à-dire par des contacts beaucoup plus longs avec l'insecticide, cette souche développe une résistance appréciable, mais seulement pour des tests de longue durée. C'est cette résistance pour des temps d'exposition courts que l'auteur a dénommé effet choc. Le mécanisme de résistance serait double : une résistance à l'effet choc, qui entre en jeu dès que l'insecte est en contact avec l'insecticide : cette résistance s'épuisant assez rapidement, le relais étant pris ensuite par la résistance classique. Des mécanismes physiologiques au niveau de l'absorption et de la rétention du toxique pourrait d'ailleurs être à l'origine de cette résistance à l'effet choc.

## CONCLUSION

Le bref tour d'horizon que nous avons accompli concernant ce problème des carbamates insecticides, a montré l'intérêt et l'originalité de ces composés récents, encore non homologués en France pour la plupart.

Bien qu'en général de toxicité inférieure aux organochlorés et aux organophosphorés, les carbamates présentent un certain nombre de caractéristiques intéressantes : sélectivité biologique appréciable due à des taux de détoxification très variables, rémanence faible ou moyenne, toxicité relativement faible pour les Mammifères. Ils constituent un relais appréciable dans les cas de souches résistants aux insecticides de synthèse habituellement employés et dans certains cas peuvent même rétablir la sensibilité normale de la souche.

D'une manière plus générale, il faut souligner que si les carbamates sont des produits intéressants, ils ne constituent pas forcément l'avenir de la lutte chimique. Une meilleure connaissance de la physiologie des insectes, en particulier de la physiologie nerveuse, pourrait donner des voies fructueuses pour la découverte de substances plus efficaces et plus sûres dans la lutte contre les ravageurs.

*Reçu pour publication en mai 1970.*

## SUMMARY

### INSECTICIDAL CARBAMATES

Integrated control actual conceptions and thei mportant problems set by biosphere pollution are not always compatible with the insecticidal products used actually on the whole. Carbamate group is known especially by herbicides and fongicides in phytosanitary technique. But recently this group is growing richer in numerous interesting insecticidal products which are the object of this bibliographical study. For their effects, insecticidal carbamates are related to the organophosphorus insecticides and act principally by the cholinesterase inhibition but with

differences in terms and physiological effects. Metabolism, would be, for a great part oxydative and the responsible would be the microsomial parts of the cells. For Agriculture, the principal characteristics of these products are : a good selectivity due to a detoxification rate very variable according to the different animal species, a reducted toxicity for Vertebrates and a low persistent action. The interest of these products is improved by their possibilities of use against the resistant strains with regard to organochlorinated or organophosphorus insecticides, alone or with adjuvants. The Pyrethrin synergists being generally utilizable as synergists for the insecticidal carbamates. In some case, carbamates can restore the normal susceptibility of the resistant strains.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ABDEL-WAHAB A., CASIDA J. E., 1967. Photooxydation of two-dimethyilamnoaryl methylcarbamate insecticide (Zectran and Matacil) on bean foliage and of alkylaminophenyl methylcarbamates on silica-gel chromatoplates. *J. Agric. Food Chem.*, **15**, 47-9.

ADOLPHI P., 1958. Examination of a pyrethrum synergist. Preliminary information. *Pyrethrum Post*, **4** (4), 3.

ANDRAWES N. R., DOROUGH H. W., 1967. Metabolic fate of Carbaryl-Naphtyl $C^{14}$ in Boll Weevi and Bollworms. *J. Econ. Ent.*, **60** (2), 453-456.

BAILEY D. L., LA BRECQUE G. C., MEIFERT D. W., BISHOP P. M., 1968 Insecticides in dry sugar baits against two stains of house flies. *J. econ. Ent.*, **61**, 743-747.

BEHRENZ W., BOCKER E., 1965. Le Baygon, un nouvel insecticide prometteur du groupe des esters de l'acide carbamique pour le secteur de l'hygiène. *Pflanz. Nacht.*, **18**, 53-81.

BENNETT G. W., SPINK W. T., 1968. Insecticide resistance of german cockroachs from various areas of Louisiana. *J. econ. Ent.*, **61**, 426.

BOISTEL J., 1968. The synaptic transmission and related phenomena in Insects. *Adv. Ins. Phys.*, **5**, 1-64.

BROWN A. W. A., 1956. *Insects control by chemicals*. Ed. Wiely and Sons.

CARPENTER C. P. *et al.*, 1961. Mammalian toxicity of α-Naphytl-N-methyl carbamate (Sevin insecticide). *J. Agric. Food Chem.*, **9**, 30.

CASIDA J. E., 1956. Metabolism of organophosphorus insecticides in relation to their anti-esterase activity, stability and residual properties. *J. Agr. Food Chem.*, **4**, 772.

CASIDA J. E., 1963. Mode of action of carbamates. *Ann. Rev. Ent.*, **8**, 39-58.

CASIDA J. E., AUGUSTINSSON K. B., JONSSON G., 1960. Stability and reaction mechanisms with esterases of certain carbamate insecticide. *J. econ. Ent.*, **53**, 205-212.

CHABOUSSOU F., 1963. Les multiplications de l'Araignée rouge (*Panonychus ulmi* KOCH) sur vigne à la suite des traitements insecticides contre les vers de la grappe. *Rev. Zool. Agric. Appl.*, 80-91.

CHADWICK L. E., 1963. In *Cholinesterase and anticholinesterase agents*. G. B. Koelle Ed., p. 741-798.

CHILDS D. P., 1966. Laboratory evaluation of insecticides against the cigarette beetle. *J. econ. Ent.*, **59**, 846.

COX J. A., 1966. Toxicity of insecticide residues on grape foliage to red-banded leaf roller. *J. econ. Ent.*, **59**, 318.

DE PEW L. J., 1966. Evaluation of insecticides for corn earworm control on sweet corn. *J. econ. Ent.*, **59**, 518.

DOROUGH H. W., 1968. Metabolism of Furadan (NIA 10242) in Rats and Houseflies. *J. Agric. Food Chem.*, **16**, 319.

DOROUGH H. W., CASIDA J. E., 1964. Nature of certain carbamates metabolites of the insecticide Sevin. *J. Agric. Food Chem.*, **12**, 294.

EBELING W., REIERSON D. A., WAGNER R. E., 1968. Influence of repellency on the efficacy of Blatticides. IV. Comparison of four Cockroach species. *J. econ. Ent.*, **61**, 1213.

ELDEFRAWI M. E., HOSKINS W. M., 1961. Relation of the rate of penetration and metabolism to the toxicity of Sevin to three insect species. *J. econ. Ent.*, **54**, 401-405.

ELDEFRAWI M.E ., MISKUS R., SUTCHER V., 1960. Methylene dioxyphenyl derivatives as synergists for carbamate insecticides on susceptible, D. D. T. and parathion resistant flies. *J. econ. Ent.*, **53**, 231-234.

ELDEFRAWI M. E. *et al.*, 1967. Factors affecting the movement of organic molecules in the abdominal nerve cord of *Periplaneta americana*. *Int. Cong. Plant Prot.* Vienne, 214.

EL-SEBAE *et al.*, 1964. Carbamate insecticides : synergism by organothiocyanates. *J. econ. Ent.*, **57**, 478.

FLYNN A. D., SCHOOF H. F., 1966. Evaluation of various toxicants as residue against *Blatella germanica* (L.). *J. econ. Ent.*, **59**, 1270.

FORGASH A. J., HANSENS E. J., 1959. Cross resistance in Diazinon. Resistant strain of *Musca domestica* (L.). *J. econ. Ent.*, **52**, 733-739.

FORGASH A. J., HANSENS E. J., 1960. Further studies on the toxicity of Insecticides to Diazinon. Resistant *Musca domestica* (L.). *J. econ. Ent.*, **53**, 741-745.

FUKUTO T. R., METCALF R. L., WINTON M. Y., ROBERTS P. A., 1962. The synergism of substituted phenyl N-methylcarbamates by piperonyl butoxide. *J. econ. Ent.*, **55**, 341.

GEMRICH II E. G., 1967. Enzymatic degradation of 2 chloro 4,5 dimethylphenyl-N-methylcarbamate by fat bodies of *Blaberus giganteus*. *J. Agric. Food Chem.*, **15**, 617.

GEORGHIOU G. P., 1962. Carbamates insecticides : the cross-resistance spectra of four carbamate-resistant strains of the house fly after protracted selection pressure. *J. econ. Ent.*, **55**, 494-497.

GEORGHIOU G. P., 1963. Effects of carbamate insecticide selection pressure on *Anopheles albimanus* WIEDEMANN. *31e Ann. Conf. Calif. Mosquito Association*, 80-83.

GEORGHIOU G. P., 1965. Development and characterization of resistance to *0*-isopropoxyphenyl methylcarbamate in the mosquito *Culex pipiens quinquefasciatus* SAY. *Nature*, **207**-883.

GEORGHIOU G. P., 1965. Effects of carbamates on house-fly fecundity, longevity and food intake. *J. econ. Ent.*, **58** (1), 58.

GEORGHIOU G. P., ATKINS E. L., 1964. Temperature coefficient of toxicity of certain N-methylcarbamates against honeybees, and the effect of the synergist piperonyl butoxide. *J. Apicult. Res.*, **3**, 31.

GEORGHIOU G. P., METCALF R. L., 1961. Synergism of carbamate insecticides with octochlorodipropyl ether. *J. econ. Ent.*, **54**, 150-152.

GEORGHIOU G. P., METCALF R. L., 1961. The absorption and metabolism of 3-isopropylphenyl-N-methylcarbamate by susceptible and carbamate selected strains of houseflies. *J. econ. Ent.*, **54**, 232-233.

GEORGHIOU G. P., METCALF R. L., 1962. Carbamate insecticides : comparative insect toxicity of Zectran, Sevin, and other new materials. *J. econ. Ent.*, **55**, 125.

GEORGHIOU G. P., METCALF R. L., 1963. Dieldrin susceptibility : partial restoration in Anopheles selected with a carbamate. *Science*, **140**, n° 3564, 301.

GEORGHIOU G. P., METCALF R. L., GIDDEN F. E., 1966. Carbamate-resistance in mosquitos. *Bull. World Health Org.*, **35**, 691.

GEORGHIOU G. P., METCALF R. L., MARCH R. L., 1961. The development and characterization of resistance to carbamate insecticides in the housefly *Musca domestica* (L.). *J. econ. Ent.*, **54**, 132-140.

GORDON H. T., EDELFRAWI M. E., 1960. Analog synergism of several carbamate insecticides. *J. econ. Ent.*, **53**, 1004-1009.

GRAVES J. B., CLOWER D. F., BRADLEY J. R., Jr, 1967. Resistance of the tobacco budworm to several insecticides in Louisiana. *J. econ. Ent.*, **60**, 887.

GROB H., 1952. Expériences sur la lutte contre les aphides avec de nouvelles substances à base d'uréthane et d'esters phosphoriques. *C. R. IIIe Congrès Int. Phyto.*, Paris, 389.

GYSIN H., 1952. Un nouveau groupe de substances à activité insecticide. *C. R. IIIe Congrès int. Phyto.*, Paris, 412.

HACSKAYLO J., 1968. Effects of substrate temperature on emergence and growth of seedling cotton following in-furrow applications of Temik (10 p. 100 G formulation of Union carbide UC 21149). *J. econ. Ent.*, **61**, 1108.

HELLENBRAND K., 1967. Inhibition of house fly acetylcholinestérase. *J. Agric. Food Chem.*, **15**, 825.

HENNESSY D. J., 1965. Carbamate insecticides, hydride-transferring ability of methylene dioxybenzene as a basis of synergistic activity. *J. Agric. Food Chem.*, **13**, 218.

ISHII T., SHERMAN M., 1965. Resistance of a Hawaiian strain of the german cockroach to several insecticides. *J. econ. Ent.*, **58**, 46.

JONES K. H., SANDERSON D. M., NOAKES D. N., 1968. Acute toxicity data for pesticides. *World Rev. Pest Control*, **7** (3), 135.

KEASTER A. J., FAIRCHILD M. L., 1968. Reduction of corn virus disease incidence and control of Southwestern Corn Borer with systemic insecticides. *J. econ. Ent.*, **61**, 367.

KELLER J. C., LIANG T. T., 1962. The acute oral toxicities of some insecticides to american cockroaches. *J. econ. Ent.*, **55**, 144.

KOLBEZEN M. *et al.*, 1954. Insecticidal activity of carbamate cholinesterase inhibitors. *J. Agric. Food Chem.*, **2** (17), 864.

KRISHNA J. G., CASIDA J. E., 1966. Insecticide metabolism. Fate in Rats of radiocarbon from ten variously labeled and dimethylcarbamate $C^{14}$ insecticide chemicals and their hydrolisis products. *J. Agric. Food Chem.*, **14**, 98.

KU T. Y., BISHOP J. L., 1967. Penetration, excretion and metabolism of Carbaryl in susceptible and resistant german cockroaches. *J. econ. Ent.*, **60**, 1328.

KUHR R. J., 1968. Metabolism of methylcarbamate by insects *in vivo* and *in vitro*. *Symp. Fytofarmacie, Fytiatrie*, Gent, 647.

KUMAR V., MORRISON F. O., 1967. Carbamate and phosphate resistance in adult granary weevil. *J. econ. Ent.*, **60**, 1430.

LA BRECQUE G. C., WILSON H. G., BRADY U. E., GAHAN J. B., 1967. Screening tests of contact sprays for control of adult house flies. *J. econ. Ent.*, **60**, 760.

LEUCK D. B., BOWMAN M. C., JOHNSON J. C., BECK E. W., LOWERY R. S., 1968. Niagara NIA 10242 insecticide residues : their persistence in coastal bermudagrass, corn and silages, and their effect, feld in silage on lactating cows. *J. econ. Ent.*, **61**, 1349.

LHOSTE J., 1966. *La lutte chimique contre les insectes nuisibles*. Ed. Inst. Phytopharmacie de la Faculté de Médecine et de Pharmacie de Marseille. Imp. Rullière-Libeccio.

MCCALLEY N. F., 1967. Baits and simulated sprays for control of the cribate weevil. *J. econ. Ent.*, **60**, 1473.

MCDONALD I. C., COCHRAN D. G., 1968. Carbamate cross resistance in carbaryl resistant strain of the german cockroach. *J. econ. Ent.*, **61**, 670.

MATTEWS H. B., HODGSON E., 1966. Naturaly occuring inhibitor (s) of microsomal oxidations from the house-fly. *J. econ. Ent.*, **59**, 1286.

MELOU J. P, Thèse Doctorat Paris 1969.

MELTZER J., 1956. Multiresistance in the house fly *Musca domestica* induced by selection with insecticides. *Medel Landbouwhogesch. Opzoekinsstas. Staat*, Gent, **21**, 459-482.

MELTZER J., 1958. Unspecific resistance mechanism in the house fly *Musca domestica*. *Indian J. Malariol.*, **12**, 579-588.

METCALF R. L., *et al.*, 1968. Metabolism of 2,2-dimethyl-2,3-dihydro-benzofuranyl-7-N-methylcarbamate (Furadan) in plants, insects and mammals. *J. Agric. Food Chem.*, **16**, 300.

METCALF R. L., FUKUTO T. R., 1962. Insecticidal carbamates : comparison of the activities of N-methyl and N,N dimethylcarbamates of various phenols. *J. econ. Ent.*, **55**, 345.

METCALF R. L., FUKUTO T. R., 1965. Effects of chemical structure on intoxication and detoxication of phenyl-N-methylcarbamate in insects. *J. Agric. Food Chem.*, **13**, 220-231.

METCALF R. L., FUKUTO T. R., 1967. Some effects on molecular structure upon anticholinesterase insecticidal activity of substituted phenyl-N-methylcarbamate. *J. Agric. Food Chem.*, **15**, 1022.

METCALF R. L., FUKUTO T. R., WILKINSON C., FAHMY M. H., ABD-EL-AZIZ A., METCALF E. R., 1966. Mode of action of carbamate synergist. *J. Agric. Food Chem.*, **14**, 555-562.

METCALF R, L., KUKUTO T. R., WINTON M. Y., 1962. Insecticidal carbamates : position isomerism relation to activity of substituted-phenyl-N-methyl carbamates. *J. econ. Ent.*, **55**, 889.

METCALF R. A., OSMAN M. F., FUKUTO T. R., 1967. Metabolism of $C^{14}$ labeled carbamate insecticides to $C^{14}$-$O_2$ in the house fly. *J. econ. Ent.*, **60**, 445.

METCALF R. L., WINTON M. Y., FUKUTO T. R., 1964. The effects of cholinergic substances upon the isolated heart of *Periplaneta americana*. *J. Insect. Physiol.*, **10**, 353-361.

MOOREFIELD H. H., 1958. Synergism of the carbamate insecticides. *Contr. Boyce Thoms. Inst.*, **19**, 501.

MOOREFIELD H. H., 1960. Insect resistance to the carbamate insecticides. *Misc. Publ. Ent. Soc. Amer.*, **2**, 145-152.

MOOREFIELD H. H., 1965. *Research in pesticides* (edited by C. O. Chichester) .Ed. Acad. Press, p. 41.

MOOREFIELD H. H., TEFFT E. R., 1959. Evaluation of 2 (3,5-dichloro-2-biphenylyloxyltriethylamine as an insecticide adjuvant. *Contr. Boyce Thoms. Inst.*, **20**, 293-298.

MOOREFIELD H. H., WEIDEN M. H., 1964. Influence of the methylenedioxyphenyl structure in synergism of a carbamate insecticide for house flies. *Contr. Boyce Thoms. Inst.*, **22**, 425.

NACHMANSOHN D., 1959. *Chemical and molecular basis of nerve activity*. Chap. X, ed. Acad. Press, New York.

NOLLE H., SCHNEIDER A., 1967. Wirkungsbreite und Wirkungsweise von Temik. *VI^e Intern. Congr. Plant Protection*, Vienne, 180.

O'BRIEN R. D., 1967. *Insecticides. Action and metabolism*. Ed. Acad. Press., 332 p.

OONITHAN E. S., CASIDA J. E., 1968. Oxydation of methyl and dimethylcarbamate insecticide chemicals by microsomal enzymes and anticholinesterase of metabolites. *J. Agric. Food Chem.*, **16**, 28-44.

PHILLEO W. W., SCHONBROD R. D., TERRIERE L. C., 1965. Methylenedioxyphenyl compounds as inhibitors of the hydroxylation of naphtalene in house flies. *J. Agric. Food Chem.*, **13**, 113.

PLAPP F. W. Jr, VALEGA T. M., 1967. Synergism of carbamate of insecticides by noninsecticidal carbamates. *J. econ. Ent.*, **60**, 1094.

PLAPP F. W., CHAPMAN G. A., BIGLEY W. S., 1964. A mechanism of resistance to Isolan in the house fly. *J. econ. Ent.*, **57**, 692.

PLAPP F. W. Jr, BIGLEY W. S., 1961. Carbamate insecticides and aliesterase activity in insects. *J. econ. Ent.*, **54**, 793-796.

SACHER R. M., METCALF R. L., FUKUTO T. R., 1968. Propynyl Naphtyl Ethers as selective carbamate synergists. *J. Agric. Food Chem.*, **16**, 779.

SHRIVASTAVA S. P., 1967. Thesis.

SNETSINGER R., 1966. Biology and control of a root-feeding mealybug on Saint-Paulia. *J. econ. Ent.*, **59**, 1077.

STRONG R. G., SBUR D. E., 1965. Evaluation of insecticides as protectants against pests of stored grains and seeds. *J. econ. Ent.*, **58**, 18.

STRONG R. G., SBUR D. E. 1968. Evaluation of insecticides for control of stored-product insects. *J. econ. Ent.*, **61**, 1034.

TERRIERE L. C., BOOSE R. S., ROUBAL W. T., 1961. The metabolism of naphtalene and 1-naphtol by house flies and rats. *Biochem. J.*, **79**, 620-624.

THAYER H. I. HARTLE R. J., MALLIS A., 1965. Insecticide activity and structure : N, Alkylcarbamates as insecticides and pyrethrines synergists. *J. Agric. Food Chem.*, **13**, 43.

TSUKAMOTO M., SHRIVASTAVA S. P., CASIDA J. E., 1968. Biochemical genetics of house fly resistance to carbamate insecticide chemicals. *J. econ. Ent.*, **61**, 50-55.

TSUKAMOTO M., CASIDA J. E., 1967. Metabolism of methylcarbamate insecticides by the $NADPH_2$ requiring enzyme system from house flies. *Nature*, **213**, 49.

TSUKOMOTO M., CASIDA J. E., 1967. Albumin enhancement of oxydative metabolism of methylcarbamate insecticide chemicals by the house fly microsome $NADPH_2$ system. *J. econ. Ent.*, **60**, 616.

UNTERSTENHOFER G., 1962. Le Mesurol, insecticide et acaricide polyvalent. *Pflanz. Nachricht.*, **15**, 181-194.

VINOPAL J. H., JOHANSEN C. A., 1967. Selective toxicity of four *0*-(methylcarbamoyl) oximes to the house fly and the honey bee. *J. econ. Ent.*, **60**, 794.

WARE G. W., GOOD E. E., 1967. Effects of insecticides on reproduction in the laboratory mouse. III. Tranid and G. C. 9160. *J. econ. Ent.*, **60**, 530.

WEIDEN M. H. J., MOOREFIELD H. H., 1965. Synergism and species specificity of carbamate insecticides. *J. Agric. Food Chem.*, **13**, 200.

WEIDEN M. H. J., MOOREFIELD H. H., PAYNE L. K., 1965. *0*-(methylcarbamoyl) oximes : A new class of carbamate insecticide-acaricides. *J. econ. Ent.*, **58**, 154.

WILLIAMS E., MEIKLE R. W., REDEMAN C. T. 1964. Identification of metabolites of Zectran insecticide in dog urine. *J. Agr. Food. Chem.*, 12, 457.

WILSON I. B., HARRISON M. A., GINSBURG S., 1961. Carbamyl derivatives of acetylcholinesterase. *J. Biol. Chem.*, **236**, 5, 1498.

WILSON I. B., HATCH M. A., GINSBURG S., 1960. Carbamylation of acetylcholinesterase. *J. biol. Chem.*, **235**, (8), 2312.

ANNALES DE ZOOLOGIE-ECOLOGIE ANIMALE

VOL. 2 N°. 4 1970

| Nom de l'emprunteur | Emprunté le | remis le |
| --- | --- | --- |

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 509-522.

# LES DÉPLACEMENTS DU BOUVREUIL PIVOINE *PYRRHULA PYRRHULA* (L.) EN FRANCE

## DONNÉES FOURNIES PAR LE BAGUAGE

J. AUBRY

*Laboratoire des Petits Vertébrés*
*Centre national de Recherches zootechniques, 78-Jouy-en-Josas*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

On s'est proposé de voir quelle pouvait être l'origine des Bouvreuils pivoine, *P. pyrrhula*, qui en hiver causent des dégâts dans les vergers des diverses régions fruitières de France. Pour cela, on a analysé les résultats des baguages exécutés tant en France qu'à l'étranger. Au total, on disposait de 162 reprises de bagues :

— Bouvreils bagués en France au cours de la saison de reproduction et repris soit au cours d'une saison de reproduction suivante, soit au cours d'une période internuptiale (tabl. 1, carte 1).

— Bouvreuils bagués en France au cours d'une période internuptiale et repris au cours soit d'une saison de reproduction (tabl. 2, carte 2), soit d'une période internuptiale (tabl. 3, carte 3).

— Reprises faites en France de bagues posées à l'étranger soit en saison de reproduction (carte 4), soit en période internuptiale (carte 5).

L'interprétation générale des résultats est rendue délicate par le petit nombre des reprises dont on disposait et par l'importance très inégale des baguages effectués dans les différentes régions de France et d'Europe. Néanmoins, on peut tirer les conclusions suivantes :

— Une forte proportion de Bouvreuils autochtones (peut-être 75 p. 100) est constituée par des sédentaires stricts, ou sédentaires nomadisant à courte distance (moins de 50 km) en période internuptiale ; le restant effectue des déplacements de 100 à 500 km, pouvant conduire certains individus jusqu'en Espagne.

— Des Bouvreuils venus d'Allemagne, du Luxembourg et de Suisse, ont été repris en France en période internuptiale, au sud de la ligne Bordeaux-Mézières.

— Au nord de cette ligne, les Bouvreuils étrangers paraissent moins fréquents (une reprise britannique et une lithuanienne).

— Du point de vue agronomique, les dégâts commis dans les vergers de l'Est, du Sud-Est et du Sud-Ouest de la France sont imputables aussi bien aux Bouvreuils autochtones qu'aux étrangers ; dans le Nord et l'Ouest de la France, on ignore la part prise dans les dégâts par les Bouvreuils étrangers.

## INTRODUCTION

Le Bouvreuil pivoine, *P. pyrrhula* est considéré en France comme l'un des oiseaux ébourgeonneurs causant en hiver de façon régulière des dégâts dans les cultures fruitières (AUBRY, 1964 ; GIBAN, 1967). Cette espèce niche dans presque tout le pays à l'exception du Sud-Est. Mais il est certain qu'en période internuptiale des oiseaux étrangers passent ou séjournent dans notre pays. Il a paru intéressant d'analyser les données fournies par le baguage de cet oiseau, pour tenter d'en tirer des renseignements concernant, notamment, l'origine des auteurs de dégâts.

### *Matériel*

Nous avons utilisé à cette fin les fiches de reprise rassemblées par le Centre de Recherches sur les migrations des Mammifères et Oiseaux (C. R. M. M. O.). Cette publication s'insère donc à la fois dans les travaux du C. R. M. M. O. et dans ceux de l'I. N. R. A.

Bien entendu, cette documentation a été complétée à l'aide des résultats de baguage publiés par les Stations ornithologiques européennes. Au total, nous disposions de 162 reprises se répartissant ainsi d'après leur origine :

| | |
|---|---|
| France | 102 |
| Allemagne | 43 |
| Suisse | 10 |
| Belgique | 4 |
| Espagne | 1 |
| Grande-Bretagne | 1 |
| Lithuanie | 1 |

Dans l'analyse de ces données, nous utiliserons la terminologie proposée par J. DORST (1956) : déplacements, patrie, aire d'hivernage, voyage pré- ou postnuptial, etc. car elle ne préjuge pas d'un classement en migrateur ou sédentaire bien difficile à établir quand il s'agit d'une espèce qui, comme le Bouvreuil, manifeste une tendance nette au nomadisme à certaines époques de cycle biologique annuel.

## A. — BOUVREUILS BAGUÉS EN FRANCE AU COURS DE LA PÉRIODE DE REPRODUCTION

Pour l'ensemble de l'Europe, la période de reproduction du Bouvreuil s'étend de mai à juillet inclus, si l'on en juge d'après les auteurs : GEROUDET (1957), GLUTZ v. BLOTZHEIM (1962), NIETHAMMER (1937), VERHEYEN (1946), WITHERBY (1965).

On admet généralement qu'au mois d'avril des reproducteurs puissent déjà être cantonnés. Trois reprises confirment cette opinion pour la France :

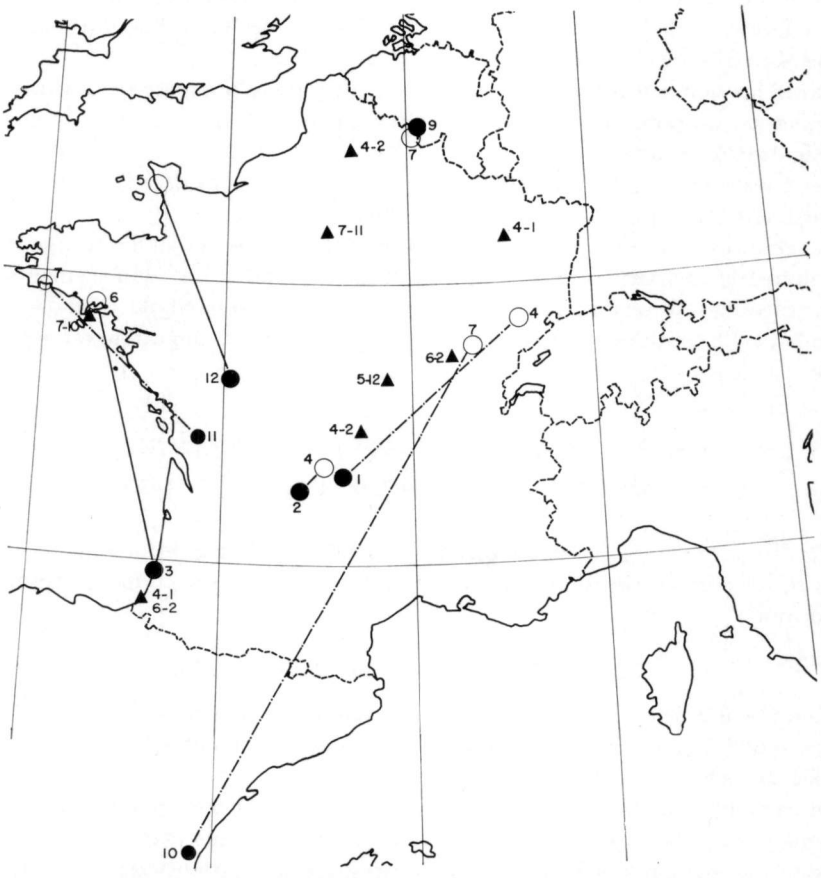
| | | |
|---|---|---|
| KA 2 574 | ♀ ad. | 20 avril 1964, en Moselle |
| | × | 24 mai 1964, à 3 km |
| 360 826 | ♀ ad. | 28 avril 1964, en Puy-de-Dôme |
| | | 3 juin 1964, à 1 km |
| H 5 041 | | 1 avril 1935, en Yvelines |
| | | 31 juil. 1935, sur place. |

Nous considérons donc que les reprises ou baguages effectués entre avril et juillet inclus ont de fortes chances d'avoir été effectués dans la « patrie » de l'oiseau.

### 1. *Reprises faites en saison de reproduction*

Quatre oiseaux bagués en avril, mai ou juillet, dans les départements du Loiret, des Yvelines, du Finistère et des Vosges, ont été repris sur place au cours de la première ou de la deuxième saison de reproduction qui a suivi leur baguage. Cette fidélité au lieu de reproduction, n'est certainement pas générale comme le prouve le cas ci-après :

SA 21 567 ♀ ad. 29 juillet 1963, dans le Bas-Rhin
× 28 juin 1964, en Rhénanie Palatinat
(170 km N. N. W.)




CARTE 1. — *Bouvreuils bagués en France en saison de reproduction et repris au cours d'une période internuptiale suivante*

Les signes vides indiquent le lieu de baguage ; les signes pleins le lieu de reprise. Les nombres placés à côté des signes indiquent le mois du baguage ou de la reprise. Il est souligné d'un, deux... traits quand le port de bague a dépassé une, deux,... années.

Sur les cartes 1 et 2, les triangles concernent les reprises sur place :
le 1er nombre indique le mois de baguage ;
le 2e celui de reprise.

Deux hypothèses peuvent être proposées pour expliquer ce dernier cas :

— l'oiseau a été bagué en juillet alors qu'il avait déjà amorcé un déplacement vers le sud,

— il a changé totalement de lieu de nidification d'une année à l'autre.

Si on examine la liste des reprises publiées par A. SCHÜCKING et W. SCHLOSS (1969, in Auspicium 3) on voit que sur huit Bouvreuils bagués en Allemagne de l'ouest en période de reproduction, puis repris au cours d'un mois de juillet suivant, quatre l'ont été sur place, trois à courte distance (17, 26 et 34 km) et le dernier à 110 km. Il est donc difficile de choisir entre les deux hypothèses énoncées plus haut.

### 2. *Reprises faites en période internuptiale*

On disposait au total de 18 fiches relatives à des Bouvreuils bagués en période de reproduction (d'avril à juillet) et capturés au cours des mois d'août à mars. Leurs données sont résumées dans le tableau 1.

Parmi les sept reprises faites sur place au cours de la première période internuptiale suivante, on note des durées de port de bague de 8, 9 et 10 mois. Ceci atteste une sédentarité certaine.

Les trois reprises à faible distance (moins de 50 km) sont difficiles à interpréter. Elles peuvent témoigner d'un nomadisme hivernal.

Les reprises lointaines (voir carte 1) autorisent à penser qu'au moins une fraction des Bouvreuils nichant en France pourrait entreprendre des déplacements dont l'importance et la direction générale suggèrent un mouvement de migration. Mais évidemment l'hypothèse d'un entraînement par d'autres migrateurs n'est pas à exclure.

## B. — BOUVREUILS BAGUÉS EN FRANCE AU COURS D'UNE PÉRIODE INTERNUPTIALE

On disposait de 73 fiches concernant des Bouvreuils bagués d'août à mars, et repris, 16 en période de reproduction (avril à juillet), 57 en période internuptiale (août à mars).

### 1. *Reprises faites en période de nidification*

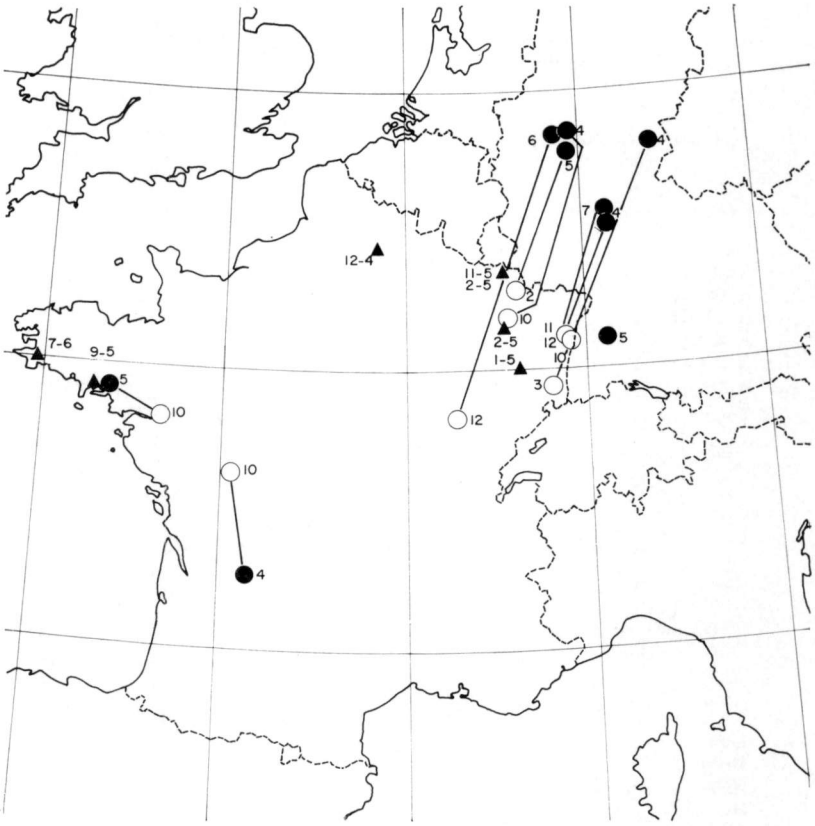
Le tableau 2 résume les données fournies par les 16 reprises concernées.

Les sept premières captures démontrent qu'un fort pourcentage de Bouvreuils sont des autochtones sédentaires.

La carte n° 2 illustre les neuf reprises lointaines. Sept d'entre elles indiquent un mouvement effectué dans le secteur nord-est. Une huitième faite en Bretagne se situe dans le secteur nord-ouest, mais la présence de l'Atlantique peut expliquer cette direction particulière. L'hypothèse la plus vraisemblable est qu'il s'agit d'oiseaux étant retournés dans leur patrie.

Par contre la neuvième reprise :

181 541 ♀ ad. 15 octobre 1961, dans la Vienne
× 7 avril 1962, dans la Dordogne
(210 km SEE)




CARTE 2. — *Bouvreuils bagués en France en période internuptiale et repris en saison de reproduction*

Les signes vides indiquent le lieu de baguage ; les signes pleins le lieu de reprise. Les nombres placés à côté des signes indiquent le mois du baguage ou de la reprise. Il est souligné d'un, deux... traits quand le port de bague a dépassé une, deux,... années.

TABLEAU I

*Répartition en fonction de la distance de reprise, des Bouvreuils bagués en période de reproduction et recapturés au cours d'une période internuptiale*

| Distance de reprise (km) | Période internuptiale de reprise | |
|---|---|---|
| | suivante | ultérieure |
| Sur place | 7 | 1 |
| A moins de 50 | 3 | 2 |
| A 130 | — | 1 |
| A 335 | 1 | — |
| A 385 | 1 | — |
| A 440 | 1 | — |
| A 900 | 1 | |
| Totaux | 14 | 4 |

TABLEAU 2

*Bouvreuils bagués en France en période internuptiale et repris au cours d'une saison de reproduction*

| Distance de reprise (km) | Reprises faites au cours de la : | | |
|---|---|---|---|
| | 1re nidification | 2e nidification | 3e nidification |
| *Loco* | 7 | | |
| A 85 | 1 | | |
| A 110 | | | 1 |
| A 200-250 | 4 | | 1 |
| A 300. | | | |
| A 375 | | 1 | |
| A 460 | 1 | | |
| Totaux | 13 | 1 | 2 |

TABLEAU 3

*Bouvreuils bagués en période internuptiale et repris au cours d'une même période suivante*

| Distance de reprise (km) | Période internuptiale de reprise | | | |
|---|---|---|---|---|
| | 0 | 1 | 2 | 3 |
| *Loco* | 19 | 8 | 2 | 2 |
| 10-25 | 7 | 1 | | 2 |
| 25-50 | | 2 | | |
| 50. | | | | |
| 100 | 1 | 2 | 1 | |
| 200 | 2 | 4 | | |
| 300 | 1 | | 1 | |
| 400. | | | | |
| 500 | 1 | 1 | | |
| Totaux | 31 | 18 | 4 | 4 |

ne peut guère s'expliquer que par un nomadisme internuptial important ou un changement complet du lieu de nidification.

### 2. *Reprises faites en période internuptiale*

Le tableau 3 donne la répartition des trente-sept reprises dont nous disposions en fonction de la distance et de l'époque internuptiale durant laquelle les Bouvreuils bagués furent repris. La période internuptiale O est celle de l'année du baguage ; les périodes 1, 2 et 3, celles qui suivirent 1, 2 et 3 ans après.

Une forte proportion des reprises : 41 sur 57 soit 72 p. 100, a été effectuée sur place ou à proche distance (moins de 25 km). Cela traduit une fidélité au lieu de séjour internuptial. Cette opinion est affermie quand on considère la figure 1 où l'on voit que certains oiseaux ont été repris sur place trois à cinq mois après leur baguage au cours de la même période internuptiale.

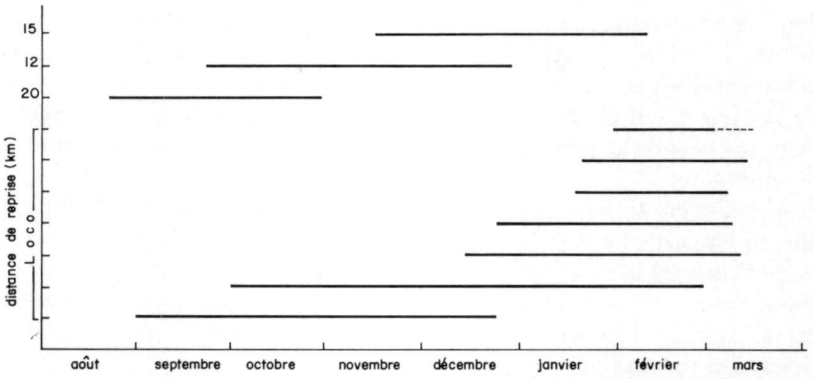
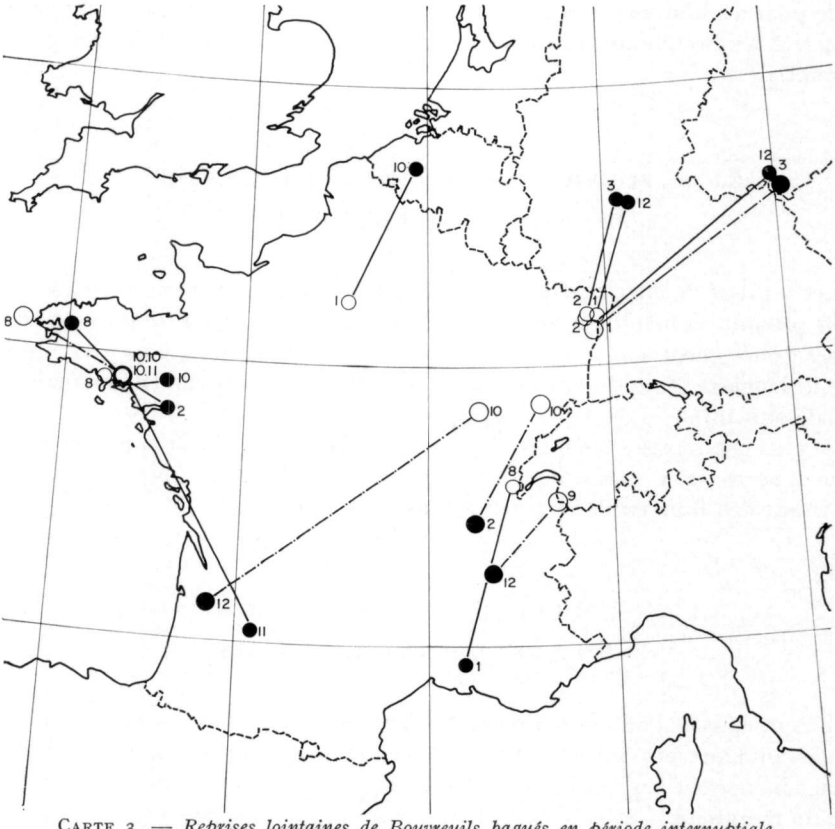



FIG. 1. — *Durée de port de bague de Bouvreuils bagués en période internuptiale et repris sur place ou à faible distance au cours des mois suivants*



CARTE 3. — *Reprises lointaines de Bouvreuils bagués en période internuptiale et repris au cours de la même période ou d'une autre ultérieure*

Les signes vides indiquent le lieu de baguage ; les signes pleins le lieu de reprise. Les nombres placés à côté des signes indiquent le mois du baguage ou de la reprise. Il est souligné d'un, deux... traits quand le port de bague a dépassé une, deux, ... années.

Si on note en outre que les 57 reprises analysées proviennent de baguages effectués dans vingt départements répartis sur l'ensemble de la France (à l'exception toutefois du Sud-Est), on peut donc estimer que cette tendance à la sédentarité est une caractéristique générale des Bouvreuils autochtones.

Sur la carte 3, ont été portées les reprises à distance lointaine (100 km et davantage), soit au cours de la même période internuptiale, soit au cours d'une autre même période ultérieure.

Si on considère les cinq reprises faites au cours de la même période internuptiale que celle du baguage, on note un déplacement de l'Ile d'Ouessant vers le continent, et trois de l'est vers le sud-ouest de la France. Cela est en concordance avec ce que nous avons déjà vu. Quant à la cinquième, effectuée le 23 mars en Thuringe après un baguage en janvier en Alsace, on doit supposer que ce Bouvreuil a été repris au cours de son voyage prénuptial.

Les reprises faites les années suivantes sont en bien trop petit nombre (neuf) pour qu'on puisse en tirer autre chose qu'une indication. Elles confirment, ou plutôt n'infirment pas, les trois tendances déjà notées : un certain nomadisme hivernal, une aire de déplacements internuptiaux le long des régions côtières de l'ouest de la France pour les Bouvreuils autochtones de cette région, un courant de déplacements conduisant les Bouvreuils d'Allemagne centrale vers le sud de la France en période internuptiale.

## C. — BOUVREUILS BAGUÉS A L'ÉTRANGER EN SAISON DE REPRODUCTION

Ces reprises de bagues étrangères doivent nous renseigner sur la patrie des Bouvreuils passant ou hivernant en France. Nous ne disposions au total que de dix-sept reprises : onze effectuées au cours de la période internuptiale qui a suivi immédiatement le baguage, cinq durant la deuxième et une durant la quatrième période inernuptiale suivante.

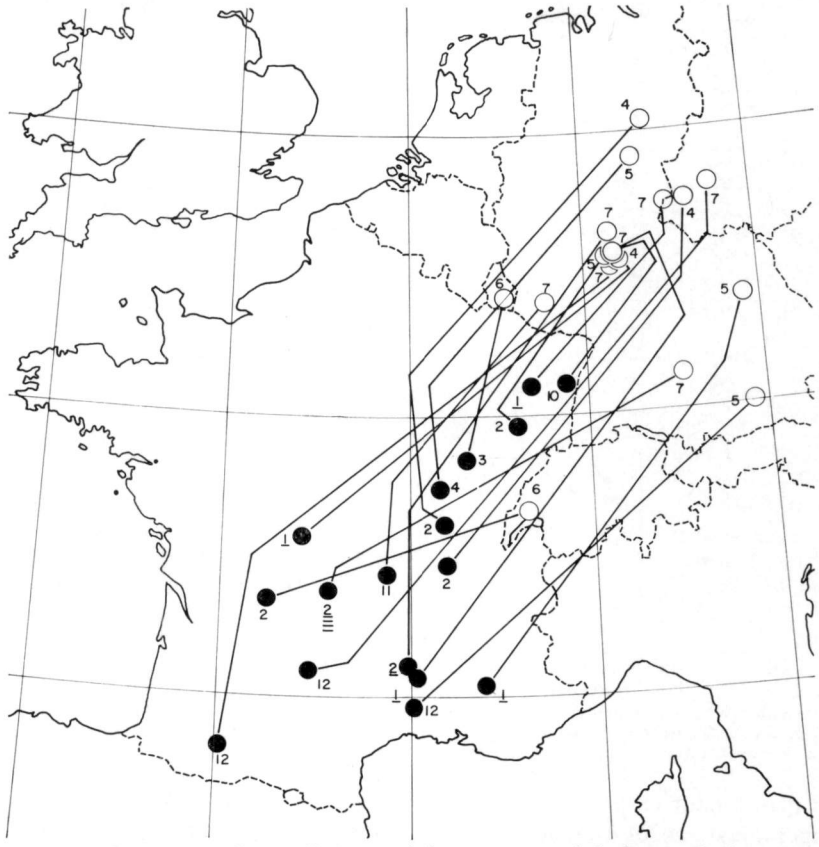
Toutes ces reprises sont portées sur la carte 4. On y voit que non seulement l'Allemagne centrale, mais aussi l'Allemagne du sud, le Luxembourg et la Suisse fournissent des Bouvreuils hivernant dans le sud de la France.

## D. — BOUVREUILS BAGUÉS A L'ÉTRANGER EN PÉRIODE INTERNUPTIALE

Des oiseaux bagués en période internuptiale peuvent être soit des autochtones soit des animaux en déplacement (nomades et peut-être migrateurs). La date du baguage ne permet pas de choisir entre ces deux hypothèses en raison du nomadisme avéré du Bouvreuil.

Nous disposions au total de cinquante reprises. La carte 5 porte les indications relatives aux vingt-cinq d'entre elles effectuées au cours de la même période internuptiale que celle du baguage. Dans son ensemble cette carte confirme la précédente,

avec cependant trois reprises remarquables concernant deux Bouvreuils bagués en septembre et octobre en Saxe et un bagué en octobre en Lithuanie.

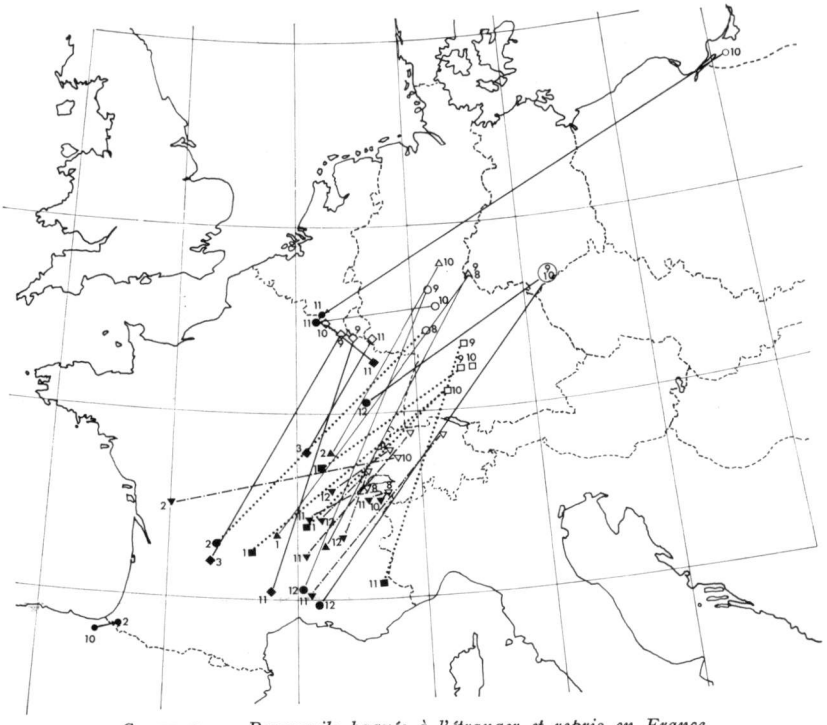


CARTE 4. — *Bouvreuils bagués à l'étranger en période de reproduction et repris en France au cours des périodes internuptiales suivantes*

Les signes vides indiquent le lieu de baguage ; les signes pleins le lieu de reprise. Les nombres placés à côté des signes indiquent le mois du baguage ou de la reprise. Il est souligné d'un, deux... traits quand le port de bague a dépassé une, deux,... années.

Les deux premières de ces reprises montrent que peuvent hiverner en France des oiseaux venus d'Europe centrale. Mais comme aucune reprise de Bouvreuils bagués en Tchécoslovaquie n'a été faite à ce jour en France, ce mouvement ne porte probablement que sur une fraction de la population. La troisième, celle de l'oiseau bagué en Lithuanie, est plus remarquable encore. Elle conduit à se demander si certains oiseaux nichant dans le Nord de l'Europe, ne peuvent pas atteindre le Nord de la France. Il resterait à savoir si cette reprise est exceptionnelle ou non.

Les autres reprises, au nombre de dix-sept, ont été effectuées lors d'un hiver ultérieur à celui du baguage. Elles sont donc délicates à interpréter. On notera que dans leur ensemble elles confirment les données illustrées par les cartes 3 et 4, avec toutefois une donnée nouvelle : un Bouvreuil bagué en Grande-Bretagne, dans le Kent, le 8 novembre 1960 et repris près de Versailles quatorze jours après. Bien qu'exceptionnelle, cette reprise montre que des Bouvreuils originaires des Iles Britanniques peuvent hiverner en France.



CARTE 5. — *Bouvreuils bagués à l'étranger et repris en France au cours d'une même période internuptiale*

Les signes vides indiquent le lieu de baguage ; les signes pleins le lieu de reprise. Les nombres placés à côté des signes indiquent le mois du baguage ou de la reprise. Il est souligné d'un, deux... traits quand le port de bague a dépassé une, deux,... années.

Si maintenant on considère les dates de reprises en France d'oiseaux bagués à l'étranger, ainsi que les dates de baguage d'oiseaux marqués en France mais de patrie probablement étrangère, on obtient la répartition suivante :

| | |
|---|---|
| octobre | 3 reprises |
| novembre | 17 |
| décembre | 13 |
| janvier | 14 |
| février | 13 |
| mars | 5 |
| | 65 |

On voit donc que les Bouvreuils d'origine étrangère sont présents en France tout au long de la période internuptiale et plus particulièrement au cours des mois de novembre à février inclus qui correspondent à la saison d'hivernage.

## E. — DISCUSSION ET CONCLUSION

Il convient de remarquer tout d'abord que le nombre de reprises dont nous disposions (160) est bien faible, surtout si on considère que notre pays abrite des populations

autochtones et reçoit en outre durant la période internuptiale un nombre probablement important de Bouvreuils venant de l'étranger.

Une autre raison incite à des conclusions prudentes : le nombre des reprises est en corrélation avec celui des bagues posées ; or tant en France qu'à l'étranger l'importance des baguages effectués varie grandement d'une région à l'autre. Il en résulte que les reprises utilisées constituent certainement, un très mauvais échantillonnage des populations étudiées, statistiquement parlant.

Il eut été intéressant de pouvoir rapporter le nombre des reprises faites en France au nombre des oiseaux bagués dans telle ou telle région d'Europe. Mais ce dernier nombre ne nous est connu de façon précise que pour certains pays. Cette approche quantitative est donc impossible à faire pour l'instant.

### 1. *Les populations autochtones*

Les chapitres A et B (voir les cartes 1, 2 et 3 ; les tableaux 1 et 2), conduisent à penser qu'une forte proportion des Bouvreuils autochtones, c'est-à-dire se reproduisant en France, sont des sédentaires stricts ou des sédentaires nomadisant dans un rayon d'une cinquantaine de kilomètres au cours de la période internuptiale. Ils représenteraient 75 p. 100 environ des populations si on se base sur les reprises faites au cours de la première année de baguage (exactement 17 reprises sur 33) en excluant les oiseaux d'origine étrangère possible (repris à l'étranger en période de reproduction). Cette tendance apparaît comme caractérisant l'ensemble des populations autochtones de France, comme nous l'avons souligné au paragraphe B 2.

La fraction restante des populations autochtones est susceptible d'effectuer en période internuptiale des déplacements relativement importants (100 à 500 km d'après les reprises connues). Bien entendu le nombre total des reprises dont nous disposons (7) est insuffisant pour préciser l'aire dans laquelle s'effectuent ces déplacements. Cependant les cartes 1, 2 et 4 suggèrent que les populations de l'Est de la France enverraient des oiseaux en direction Sud-Ouest vers le centre de la France et jusqu'en Espagne et que les populations de l'Ouest de la France (Normandie, Bretagne, Poitou) se déplaceraient dans une zone bordant les côtes atlantiques ayant une largeur d'environ 150 à 200 km.

Malheureusement, nous manquons totalement de renseignements pour les populations des autres parties de la France.

On pourrait être tenté de qualifier de migrateurs les oiseaux effectuant ces déplacements lointains. Il nous manque un élément nécessaire : l'indication par des contrôles (capture et recapture) prouvant que les Bouvreuils trouvés au loin en période internuptiale reviennent bien à leur patrie d'origine.

### 2. *Les populations étrangères*

Le centre de l'Allemagne, le Luxembourg et la Suisse envoient en France des hivernants. Les chapitres C et D, ainsi que les cartes 3, 4 et 5 en apportent la preuve. On remarque d'ailleurs que la zone des reprises se situe au sud de la ligne Bordeaux-Mézières.

Au nord de cette ligne se situe un blanc où ne figurent pas de reprises étrangères, à l'exception de quelques-unes belges à faible distance, d'une britannique et d'une autre lithuanienne.

La venue de Bouvreuils d'origine britannique paraît tout à fait exceptionnelle puisque en dehors de l'oiseau contrôlé à Versailles, on ne connaît qu'une deuxième reprise sur le continent, enregistrée en Belgique.

Quant au Bouvreuil bagué en Lithuanie et capturé à la frontière belge, il appartient vraisemblablement à la race nordique, *P. p. pyrrhula* qui d'après RENDAHL (1964) atteindrait la Belgique et même le Nord de la France dans ses déplacements en période internuptiale. Cette reprise étant la seule que nous connaissions, on peut se demander si ce n'est pas de façon exceptionnelle que des Bouvreuils nordiques atteignent notre pays et si la grande distance qu'il leur faudrait parcourir n'est pas l'obstacle principal pour une espèce dont les possibilités de vol paraissent assez réduites, si l'on en juge d'après les records de distances de reprise qui ont été notés.

### 3. *Auteurs des ébourgeonnages*

Considérons maintenant le point de vue agronomique qui nous a conduit à cette étude.

Il apparaît certain que les Bouvreuils commettant des dégâts dans les vergers de l'Est, du Sud-Est et du Sud-Ouest de la France ont une triple origine : des autochtones sédentaires, des autochtones venus de plus ou moins loin, des étrangers venus d'Allemagne et de Suisse. Bien entendu, il est impossible de fixer la proportion des uns et des autres.

Quant aux vergers de la moitié nord de la France, il est certain que des autochtones sont en cause, mais rien ne permet d'affirmer que des étrangers s'associent ou non à eux.

En définitive, c'est la nécessité d'une étude méthodique du Bouvreuil par le baguage qui ressort de cette étude.

*Reçu pour publication en juillet 1970.*

REMERCIEMENTS

Nous ne saurions terminer cet exposé sur la situation du Bouvreuil en France sans exprimer notre vive gratitude aux chefs de Centres de baguage qui ont accepté de se livrer à un contrôle fastidieux de leurs listes de baguage, grâce auquel nous avons pu travailler sur un fichier parfaitement à jour. Nos remerciements s'adresseront plus particulièrement à :

Mme BAUDOUIN-BODIN, Conservateur du Muséum d'Histoire naturelle de Nantes,
MM. BARRIETY, Directeur du centre d'étude et de recherches scientifiques de Biarritz,
J.-M. BOURDON, Chef du centre baguage de la région Nord,
BRAILLON, Chef du centre régional de Caen,
BROSSELIN, Chef du centre de baguage de Clermont-Ferrand,
FORMON, Chef du centre régional de baguage de Dijon,
GROLLEAU, Chef du centre de baguage de la région parisienne,
Le professeur LEBRETON, Chef du centre de baguage de la région Rhône-Alpes,
SCHIERER, Chef du centre régional de baguage d'Alsace.

## SUMMARY

REMOVALS OF THE BULLFINCH *PYRRHULA PYRRHULA* L. IN FRANCE. DATA GIVEN BY RINGING

The purpose is to see what is the origin of the bullfinchs *Pyrrhula pyrrhula* which are damaging orchards in some fruit-grower regions in France, during winter. For this, results of ringings realized in France as well as abroad have been analyzed. There were 162 ring recaptures, on the whole.

Chapter A is related to bullfinchs ringed in France during the season of reproduction and caught either during a next reproductive season or during an internuptial period (table 1, map 1).

Chapter B concerns bullfinchs ringed in France during an internuptial period and caught during either a season of reproduction (table 2, map 2) or an internuptial period (table 3, map 3).

Chapter C and D analyze recaptures done in France of rings put in foreign countries either during the season of reproduction (map 4) or during internuptial period (map 5).

The general interpretation of results is difficult on account of the small number of recaptures and by the very unequal importance of ringings carry out in the different regions of France and Europe. Nevertheless the following conclusions can be extracted :

— An important proportion of domestic bullfinchs (perhaps 75 p. 100) is formed by strict sedentaries or by sedentaries wandering on a small distance (less of 50 kms) during internuptial period, the remainder carry out removals of 100 to 500 km which can ride some one untill Spain.

— Bullfinchs coming from Germany, Luxemburg and Swiss have been caught in France, during internuptial period in the south of a Bordeaux-Mézières line.

— In the north of this line, stranger bullfinchs seem less frequent (one britain and one lithuanian recaptures).

— In the agronomic point of view, damages caused in east, south-east and south-west orchards of France are imputable more to the native bullfinchs than to foreigners ; in north and west of France, the part of damages caused by foreign bullfinchs is not known.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AUBRY J., 1964. *Les dégâts occasionnés aux arbres fruitiers par les Bouvreuils et les Mésanges. La lutte contre les Vertébrés nuisibles*, 94-100. A. C. T. A., Paris.

DORST J., 1956. *Les migrations des Oiseaux.* Payot, Paris, 422 p.

GEROUDET P., 1957. *Les Passereaux.* III. *Des Pouillots aux Moineaux*, 190-195. Delachaux et Niestlé, Neuchâtel et Paris.

GIBAN J., 1967. La protection des cultures fruitières contre les oiseaux ébourgeonneurs. *97e Congrès Soc. pomol. France*, Bourges, 6, 8 oct. 1966, 97-103.

GLUIZ V., VLOTZHEIM U. N., 1962. *Die Brutvögel der Schweiz.* 648 p. Verlag Aarganer Tagblatt AG, Aarau.

NIETHAMMER G., 1937. *Handbuch der deutschen Vogelkunde.* Akad. Verlagsges., Leipzig, **1**, 72-76.

RENDAHL H., 1964. Der nordische Gimpel (*Pyrrhula pyrrhula pyrrhula*) im Winter. Skandinavische und finnische Veringungergebnisse. *Die Vogelwarte*, 22, 3-4, 229-235.

VERHEYEN R., 1946. Les *Passereaux de Belgique.* Ire partie, Muséum royal. *Hist. natur. Belgique*, Bruxelles, 203-207.

WITHERBY H. F., 1965. *Handbook of British Birds.* I. Crows to Firecrest, 83-88. Witherby, London.

## ANNEXE

*Origine des documents utilisés*

*Tous pays*

Fiches de reprises du Centre de Recherches sur les migrations des Mammifères et des Oiseaux (*C. R. M. M. O.*) Muséum national d'Histoire naturelle

*Allemagne*

— SCHÜCKING A. et SCHLOSS W., 1969, *Auspicium* **3**, 2 = 159-191.
— *Jahresbericht der Vogelwarte Hiddensee*, 1966.

*Belgique*

Résultats du centre belge de baguement (exercices 1966, 1967 et 1968).

*France*

*Bull. Stations Françaises de baguage* : n° 1 (1924-1936) et n° 8 (1952-53).
*Bull. C. R. M. M. O.* : n° 9 (1954-55) ; n° 12 (1958) ; n° 13 (1959) ; n° 14 (1960) ; n° 15 (1961) ; n° 16 (1962) ; n° 17 (1963) ; n° 18 (1964) ; n° 19 (1965) ; n° 20 (1966).

*Grande-Bretagne*

*Report on bird-ringing for 1961.*

*Suisse*

*Schweiz. Ringfundmeldung* f. 1957 u. 1958 ; f. 1959, u. 1960 ; f. 1961 ; u. 1962 ; f. 1963 ; u. 1964.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 523-554.

# ACTION DE LA PHOTOPÉRIODE SUR LA PRODUCTION DES GYNOPARES AILÉES DE *DYSAPHIS PLANTAGINEA* PASS.

L. BONNEMAISON
avec la collaboration technique de M. KARADY

*Station centrale de Zoologie,*
*Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

Les pucerons ont été alimentés avec des feuilles coupées de *Plantago lanceolata* récoltées en plein air et élevés en groupe sous diverses conditions de scotophases et de photophases.

La durée seuil « critique » de la scotopériode est de 8 h 30 et les conditions optimales sont 11-12 h de scotophase alternant avec 11-12 h de photophase ; il peut cependant être obtenu une faible proportion de GL en faisant alterner 2, 4, 6 h, etc. de scotophase avec 2, 4, 6 h, etc. de photophase.

Il n'a pu être mis en évidence l'action d'un rythme circadien. Il est formulé l'hypothèse que la production des GL est liée à l'action conjuguée de la scotophase et de la photophase ; durant la scotophase, une glande endocrine sécrète un précurseur P.Hs d'une hormone qui est transformée en hormone active sous l'action d'une enzyme produite au cours de la photophase ; les courbes de production du précurseur et de l'enzyme sont différentes. Les proportions de GL obtenues résultent des quantités respectives de P.Hs et d'enzyme en présence.

Il intervient également : le facteur-fondatrice, l'âge des géniteurs (la production des GL augmentant avec l'âge de la mère), l'effet de groupe, la maturité des feuilles de la plante-hôte (les tissus jeunes ont un effet inhibiteur).

Cette hypothèse permet d'expliquer la plupart des cas de diapause liés à l'action de la photopériode.

## INTRODUCTION

Le rôle de la photopériode sur la production des formes sexupares, gynopares, andropares ou des sexuales chez les Aphides a été signalé pour la première fois par MARCOVITCH (1924) chez *Cerosipha* (*Aphis*) *forbesi* WEED. ; cette action a été confirmée pour diverses autres espèces : *Aphis fabae* SCOP. (DAVIDSON, 1929), *Aphis chloris* KOCH. (WILSON, 1938), *Brevicoryne brassicae* L., *Myzus persicae* SULZ., *Dysaphis*

*plantaginea* PASS. (BONNEMAISON, 1948, 1951), *Acyrthosiphon pisum* HARRIS (KENTEN, 1955), *Megoura viciae* BUCKT. (LEES, 1959), *Macrosiphum euphorbiae* THOMAS (MACGILLIVRAY et ANDERSON, 1964).

Combinées à une courte photopériode, les températures élevées diminuent la proportion des formes sexuées ou entraînent leur disparition (SHULL, 1930 ; WADLEY, 1931 ; WILSON, 1938 ; BONNEMAISON, 1948, 1951 ; KENTEN, 1955 ; LEES, 1963 ; MACGILLIVRAY et ANDERSON, 1964).

L'ascendance a parfois un certain rôle ; chez *M. euphorbiae*, les formes aptères produisent principalement des virginopares ailées et des mâles, tandis que les formes ailées engendrent une proportion plus élevée de virginopares aptères et d'ovipares (MACGILLIVRAY et ANDERSON, 1964).

*D. plantaginea* constitue un cas assez particulier en ce sens que « l'effet de groupe » combiné à une photopériode courte augmente fortement la proportion des gynopares ailées (BONNEMAISON, 1964) ; sous une photopériode de 16 h et à 20°, une densité de population très élevée entraîne la production de gynopares ailées (BONNEMAISON, 1967).

Le but de ce travail est de préciser le mode d'action de la photopériode sur la production des gynopares ailées de *D. plantaginea* en soumettant cette espèce à des combinaisons variées de scotophases et de photophases ; j'ai signalé que le facteur déterminant était la scotophase (BONNEMAISON, 1964 *b*), et dans les expériences décrites ci-dessous, il sera, en conséquence, mentionné la durée de la scotophase.

Avant d'étudier l'action des combinaisons de scotophase et de photophase, il convient de préciser l'influence de l'alimentation, de l'âge des géniteurs et des conditions d'élevage des générations antérieures sur la production des gynopares ailées.

## I. — TECHNIQUES EXPÉRIMENTALES

Les pucerons utilisés pour les expériences faites de 1964 à 1967 provenaient tous d'une lignée issue d'une fondatrice récoltée au printemps de l'année 1964 et élevée en reproduction parthénogénétique ininterrompue à une température constante de 20° et sous une photopériode de 1 h. Les virginopares aptères (VA) étaient prélevées dans cette souche le 1er jour après la dernière mue et soumises aux diverses conditions expérimentales : il était ainsi possible de déterminer l'influence de cette condition expérimentale sur la descendance dans les 12 à 24 h qui suivaient le début de l'essai.

Les essais ont été repris en 1967 avec les descendants d'une fondatrice récoltée au printemps de l'année 1967. Tous les élevages ont été faits sur des feuilles coupées de Plantain (*Plantago lanceolata* L.) récoltées en plein air dans une prairie. Il n'a été utilisé que les feuilles extérieures, c'est-à-dire les plus âgées : la fécondité maximale a été observée depuis le début de septembre jusqu'à la fin mars ou le début d'avril ; au-delà de cette date, les feuilles ayant hiverné ont disparu et la fécondité des pucerons est alors beaucoup plus faible jusqu'à la mi-août sur les feuilles en croissance ou qui se sont développées au cours du printemps. En outre, la mortalité a été considérable avec des feuilles prélevées sur des plantains qui avaient été semés dans le jardin en mélange avec des Graminées ou des pieds cultivés en serre ou sous châssis ; ces plantains étaient beaucoup plus vigoureux, quelle que soit la saison ; en ne tenant compte que de la mortalité et de la fécondité, l'alimentation optimale est donc fournie à l'automne et en hiver par les feuilles les plus âgées.

Dans la plupart des cas, les adultes aptères étaient élevés par groupe de 5 (afin de faire intervenir l'effet de groupe) sur un fragment de feuille, long de 10 mm, glissé dans un tube de 50 × 20 mm ; le tube présentait 2 ouvertures revêtues d'un fin grillage métallique afin d'avoir une bonne aération du milieu ; le pétiole, entouré d'un tampon de coton, trempait dans un autre tube renfermant de l'eau. Chaque lot expérimental comprenait au minimum 4 tubes de 5 aptères.

Les VA étaient élevées dans les étuves mesurant 60 × 60 × 70 cm munies d'un thermostat réglé à 20° ; l'éclairage était fourni par une lampe fluorescente de 20 W « Lumière du jour » donnant un flux de 850 lumens, placée à 40 cm au-dessus des tubes.

Les larves étaient séparées de leur mère tous les jours ou tous les 2 jours et transportées sur d'autres feuilles coupées de Plantain ; ces larves étaient élevées à la température constante de 20° et sous une photopériode de 16 h ; l'expérience était, en règle générale, arrêtée le 12e jour de reproduction, la mortalité des géniteurs étant alors assez forte et la fécondité réduite ; en outre, les calculs de pourcentages de gynopares sont d'une interprétation difficile en raison de l'apparition des mâles.

Les expériences ont été réalisées de 1964 à 1970 ; en raison de l'influence de l'alimentation mentionnée précédemment, elles ont été faites principalement du début de septembre à la fin mars et ont porté sur la descendance de 18 000 pucerons. Tous les essais mentionnés aux chapitres IV, V et VI ont été réalisés avec des aptères prélevés le premier ou le deuxième jour après la dernière mue dans les souches élevées à 20° et sous une scotopériode de 8 h., ou un éclairement permanent, ou encore une obscurité ininterrompue.

## II. — INFLUENCE DE L'ALIMENTATION

D'après MARCOVITCH (1924), les longues scotophases provoquent l'apparition des formes sexuées de *C. forbesi* par l'intermédiaire de la plante-hôte ; mais cette espèce vivant sur le collet du Fraisier est exposée à l'action directe de la lumière.

Des *B. brassicae* élevés au printemps ou en été sous une longue scotophase et sur des feuilles de jeunes choux ou de choux ayant hiverné, engendrent des formes sexuées dans des proportions très voisines. L'élevage de gynopares ailées de *M. persicae* sur le Chou montre que la nourriture est capable de provoquer le remplacement de la reproduction sexuée par la reproduction parthénogénétique. Il est à noter que, dans ce cas, deux facteurs sont modifiés : l'espèce de la plante-hôte (Chou au lieu de Pêcher) et l'état physiologique des tissus, les feuilles en cours de dessèchement du Pêcher étant remplacées par des feuilles de Chou encore en croissance (BONNEMAISON, 1951).

LEES (1964) a montré que la lumière était perçue directement par le cerveau de *M. viciae* ; von DEHN (1963), opérant sur la même espèce, mentionne que la production des mâles se fait par l'intermédiaire de la plante, alors que celle des femelles sexuées peut se produire par l'action directe de la lumière ou par la plante-hôte ; cette hypothèse a été réfutée par LEES (1967).

Les facteurs qui interviennent dans la production des formes sexuées chez les pucerons radicicoles sont d'une interprétation plus difficile.

Les formes sexuées ne peuvent apparaître, pour la plupart des espèces d'*Aphidinae*, que lorsqu'un certain temps s'est écoulé depuis la dernière mue de la fondatrice : ce fait, signalé par WILSON (1938) avec *Aphis chloris* KOCH., a été constaté avec *B. brassicae, M. persicae, D. plantaginea* ; en élevant une lignée « accélérée » et une lignée « retardée », issues de la même fondatrice, j'ai montré qu'il s'agissait d'un facteur lié davantage au temps écoulé qu'au nombre de générations ; ce facteur interne a été désigné sous le terme de « facteur fondatrice » par moi-même (BONNEMAISON, 1951 *a*), et d' « interval-timer » par LEES (1961) qui a constaté le même fait chez *M. viciae* ; pour *D. plantaginea* par exemple, le temps minimum entre la dernière mue de la fondatrice et la naissance des gynopares ailées est de 61 jours (4e génération). L'élimination de ce facteur fondatrice au cours de l'été peut donc permettre l'apparition ultérieure des formes sexuées (BONNEMAISON, 1951 *b*) sous l'action d'autres facteurs, tels qu'une alimentation déficiente : un exemple est fourni

par *Byrsocrypta personata* BÖRNER (*Tetraneura ulmi* F.) qui vit durant l'été et l'automne sur les racines de Graminées annuelles ou vivaces. MORDWILKO (1907) a constaté qu'à la fin de l'été ou au début de l'automne, les *Tetraneura* engendrent presque exclusivement des sexupares sur les racines des Graminées annuelles et principalement des virginopares sur les racines des Graminées vivaces. La production des sexupares ailées d'*Eriosoma pyricola* BAKER et DAVIDSON sur le Poirier est liée, d'après SETHI et SWENSON (1967) à l'arrêt de la croissance des racines de la plante-hôte.

Toutes les expériences qui ont été faites avec *D. plantaginea* comprenaient un lot témoin où les pucerons aptères, élevés sur les feuilles les plus anciennes récoltées sur les plantains, étaient exposés à une scotophase quotidienne de 12 h ; le graphique n° 1 indique les pourcentages moyens de gynopares ailées (GL) relevés au cours de l'année dans la descendance de virginopares aptères (VA) élevées sous une scotophase de 8 h jusqu'au deuxième jour après la dernière mue et soumises ensuite à une scotophase de 12 h ainsi qu'à une température constante de 20° : on constate qu'il se produit, au cours de l'année, une importante fluctuation du pourcentage moyen des GL, la période optimale se situant de la mi-novembre à la fin avril ; cette courbe présente un certain parallélisme avec celle de la fécondité moyenne : les conditions alimentaires optimales sont donc fournies par des feuilles âgées, coriaces, alors que les feuilles plus jeunes des mêmes plantes occasionnent une mortalité importante, une fécondité réduite et un faible pourcentage de GL. Quelle que soit la période de l'année, les VA élevées sur des feuilles âgées à une température de 20° à raison de 5 pucerons par tube et sous une scotopériode de 8 h, produisaient exclusivement des VA.

Ces résultats démontrent que la production des GL dépend en premier lieu de la durée de la scotophase ; l'effet de groupe augmente considérablement le pourcentage de GL et les très fortes densités de population permettent l'obtention de GLS même

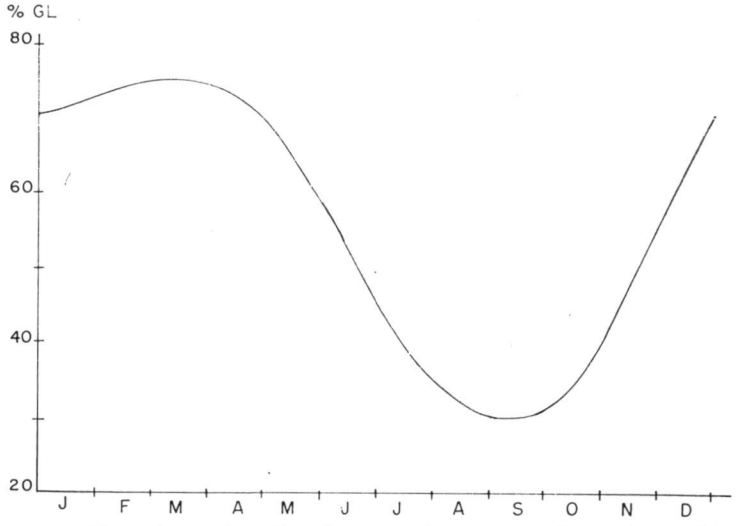



FIG. 1. — *Fluctuations saisonnières des pourcentages moyens de gynopares ailées* (GL) *obtenues durant les douze premiers jours de reproduction dans la descendance de virginopares aptères* (VA) *élevées à 20° et sous une scotopériode de 12 h*

sous une scotophase de 8 h. L'alimentation a des possibilités plus réduites en ce qui concerne l'espèce étudiée : elle ne fait que renforcer la tendance à la production des GL$_7$ fournie par une longue scotophase.

Ces faits concordent avec les observations de MORDWILKO ou de SETHI et SWENSON.

J'ai constaté que des pucerons radicicoles des Graminées tels que *Byrsocrypta personata* BÖRNER (*Tetraneura ulmi* F.), peu nombreux sur les racines des Graminées et Céréales jusqu'à la mi-août, se multipliaient rapidement à la fin du mois d'août et dans le courant de septembre ; durant la fin de juillet et le début du mois d'août, la température élevée du sol et la sécheresse sont peu favorables à leur multiplication ; par la suite, des précipitations et l'abaissement de la température entraînent une reprise de la végétation et la multiplication des pucerons, ce qui pourrait permettre la manifestation de l'effet de groupe ; en outre, les racines des plantes annuelles en fin de végétation ou des plantes vivaces et arbres dont la végétation cesse au début de l'automne, assurent une alimentation similaire à celle des feuilles âgées de Plantain, alors que les racines de plantes vivaces dont le feuillage persiste jusqu'aux grands froids (*Lolium perenne*, *Agropyrum repens*, etc.) poursuivent à ce moment leur croissance et présentent certaines analogies avec les feuilles relativement jeunes des plantains ; elles seraient donc moins favorables à la production des sexupares ou gynopares que les premières ; ultérieurement, l'abaissement progressif de la température ralentit la croissance des pucerons ou arrête la reproduction et ne permet plus l'apparition des formes sexuées.

## III. — INFLUENCE DE L'AGE DES GÉNITEURS

Des VA prélevées le 2$^e$ jour après la dernière mue dans la souche exposée à une scotophase de 8 h et soumises à l'effet de groupe ainsi qu'à une scotophase de 12 h combinée à une température de 20°, engendrent une proportion croissante de GL$_7$, la pente de la courbe étant plus ou moins forte, suivant l'alimentation et les caractéristiques de la lignée (voir chap. IV).

Des VA ont été prélevées dans la souche « scotopériode 8 h » et élevées à 20° à l'obscurité permanente (fig. 2A) ou sous un éclairement ininterrompu (lot B). D'autres VA ont été soumises à une seule scotophase de 12 h les 2$^e$, 4$^e$, 6$^e$, 8$^e$ et 10$^e$ jours après la dernière mue (lot C), puis élevées sous une scotopériode de 8 h. Il a été relevé un très faible pourcentage de GL$_7$ à partir du 5$^e$ jour après le début de l'expérience pour le lot B, et du 7$^e$ jour pour le lot A. Enfin, une troisième série d'expériences a été faite avec des pucerons récoltés dans la souche « scotopériode 8 h » les 2$^e$, 4$^e$, 6$^e$ et 8$^e$ jours après la dernière mue, qui ont été élevés sous une scotopériode de 12 h (lots 1, D, E et F).

Ainsi que le montrent les courbes C de la figure 2, une seule scotophase de 12 h entraîne la naissance de GL$_7$ moins de 24 h après le début de la scotophase ; les pourcentages de GL$_7$ sont d'autant plus importants que les pucerons sont plus âgés ; la production des GL$_7$ cesse moins de 96 h après le début de la scotophase pour les pucerons soumis à la scotophase de 12 h, 2 ou 4 jours après la dernière mue et respectivement moins de 104 h après le début de la scotophase pour les pucerons exposés à

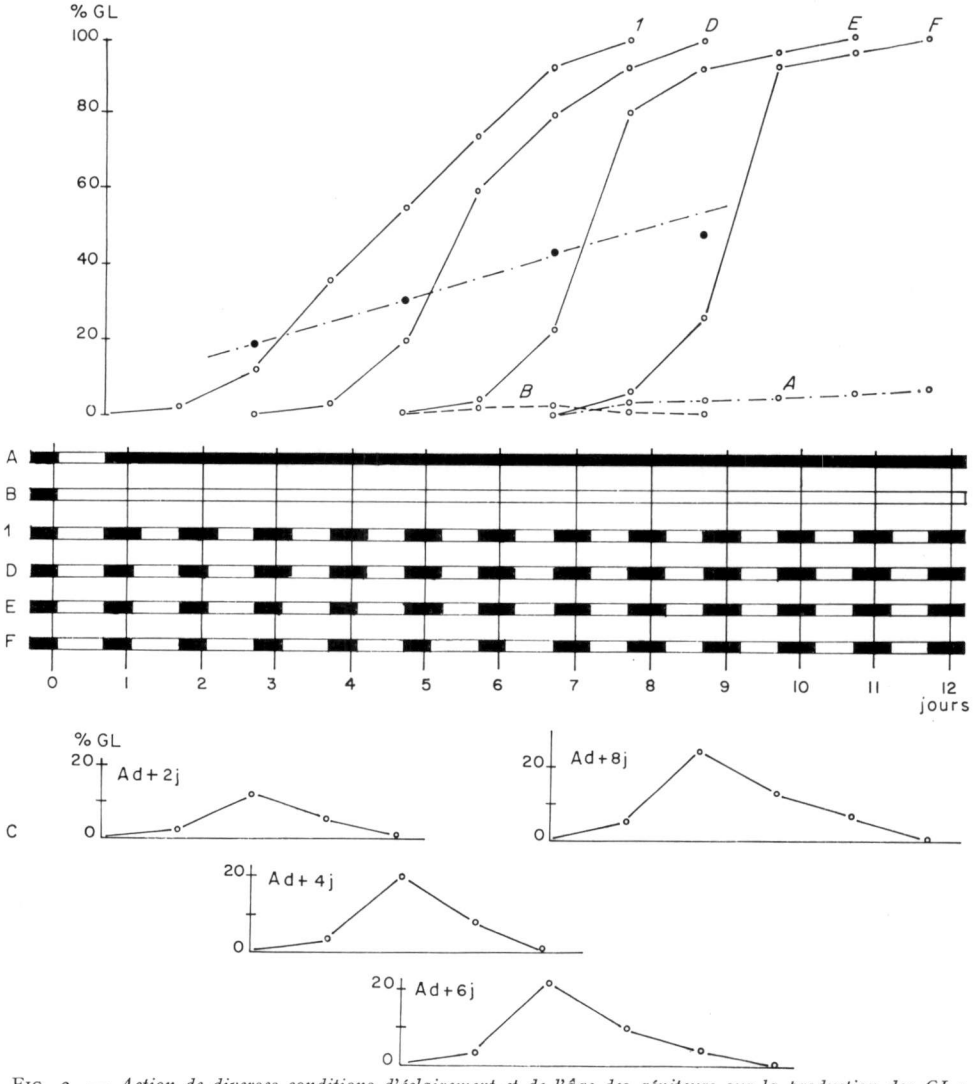



FIG. 2. — *Action de diverses conditions d'éclairement et de l'âge des géniteurs sur la production des GL ; les VA provenant de la souche « scotopériode 8 h » ont été exposées le 2e jour après la dernière mue à l'obscurité permanente* (lot A) *ou à un éclairement ininterrompu* (lot B) *; VA soumises à l'alternance d'une scotophase de 12 h et d'une photophase de 12 h à partir du 2e jour* (1), *du 4e jour* (D), *du 6e jour* (E), *du 8e jour* (F) *après la dernière mue. En bas* (C), *pourcentages moyens de GL relevés quotidiennement dans la descendance de VA de la souche « scotopériode 8 h » exposées à une seule scotopériode de 12 h respectivement les 2e, 4e, 6e et 8e jours après la dernière mue, puis soumises à une scotopériode de 8 h. Les cercles noirs indiquent la raison de la progression arithmétique relative aux pourcentages de GL pour les lots 1, D, E et F durant la phase exponentielle.*

la scotophase de 12 h 6 et 8 jours après la mue imaginale. Pour les lots 1, D, E et F, la pente des courbes exprimant les pourcentages de GL, a été d'autant plus forte que les géniteurs étaient plus âgés lors de leur exposition à la scotophase de 12 h. Ces faits montrent que la sensibilité des pucerons à la scotophase augmente progressivement avec leur âge : en ne tenant compte que de la phase exponentielle des courbes, les pourcentages moyens de GL, obtenus par 24 h après une exposition à 2 scotopériodes consécutives de 12 h (afin d'éliminer la « latence » se manifestant après la 1re scotophase de 12 h) sont de 18 p. 100 pour le lot 1, 30 p. 100 pour le lot D, 40 p. 100 pour le lot E, et 48 p. 100 pour le lot F.

## IV. — INFLUENCE DE LA LIGNÉE ET DES CONDITIONS D'ÉLEVAGE DES GÉNITEURS

En 1965, il a été élevé en parallèle à 20° et sous une scotopériode de 12 h, deux lignées : la « lignée 1949 » et la « lignée 1964 » issues de fondatrices récoltées respectivement au printemps des années 1949 et 1964 : les premières GL, sont apparues 24 à 48 h (fig. 3) après le début de l'expérience avec la lignée 1964 et à partir du 3e jour avec la lignée 1949 (BONNEMAISON, 1965). Ces résultats montrent qu'une reproduction parthénogénétique poursuivie pendant plusieurs années affaiblit la tendance à la production des GL, ; ce phénomène a été observé également chez *B. brassicae* et *M. persicae* (BONNEMAISON, 1951) ; en ce qui concerne *D. plantaginea* il est à remarquer qu'une reproduction parthénogénétique poursuivie pendant 15 ans permet cependant d'obtenir 100 p. 100 de GL, le 16e jour après l'élevage des mères à 20° et sous une scotopériode de 12 h.

Les conditions d'éclairement auxquelles ont été soumises les VA, ainsi que leurs ascendants, au cours de leur croissance larvaire, modifient les modalités de la pro-

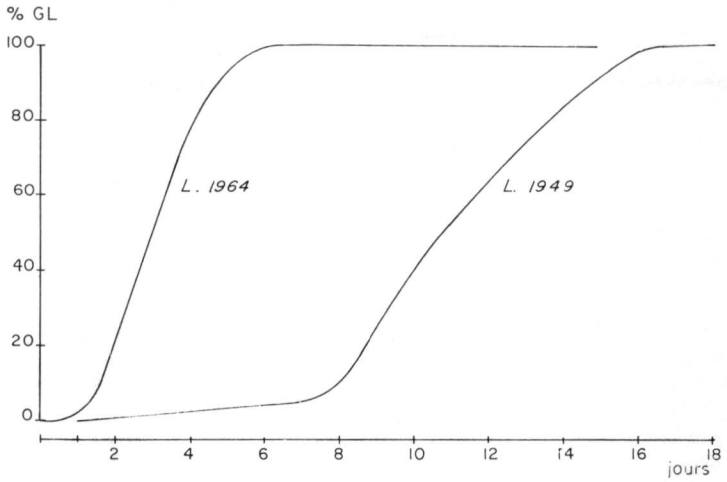



FIG. 3. — *Pourcentages de GL obtenus dans la descendance de VA des lignées 1949 et 1964 élevées en groupe en janvier 1965 à 20° et sous une scotopériode de 12 h*

duction des GL. A diverses époques de l'année, il a été élevé pendant au moins 5 générations consécutives, des VA de la même lignée à la température constante de 20° et sous trois conditions d'éclairement : scotophase 8 h, lumière ou obscurité permanente ; des VA, adultes depuis un jour, ont été prélevées dans ces souches puis élevées à 20° et sous une scotopériode de 12 h.

Les résultats fournis par ces divers essais (fig. 4) ont été assez irréguliers ; les pourcentages respectifs de GL durant les premiers jours de reproduction ou le pourcentage global au douzième jour pour les lots des trois origines ont varié assez fortement suivant la valeur alimentaire des feuilles ; on peut dire cependant que pour les lots D, E, F, G, les pucerons provenant de l'obscurité permanente ont généralement produit davantage de GL que ceux venant de la souche élevée à une lumière permanente, et ceux-ci, un peu plus de GL que les VA provenant du lot élevé sous une scotophase de 8 h ; il n'a pu être mis en évidence des différences significatives entre les divers lots au point de vue de la rapidité de production des GL : il est apparu un faible pourcentage de GL 20 h après le début d'action de la scotophase ou de la photophase de 12 h ; en revanche, 44-48 h après le début d'action de la scotophase ou de la photophase de 12 h, le pourcentage de GL variait de 5 à 62 p. 100 (18 p. 100 en moyenne).

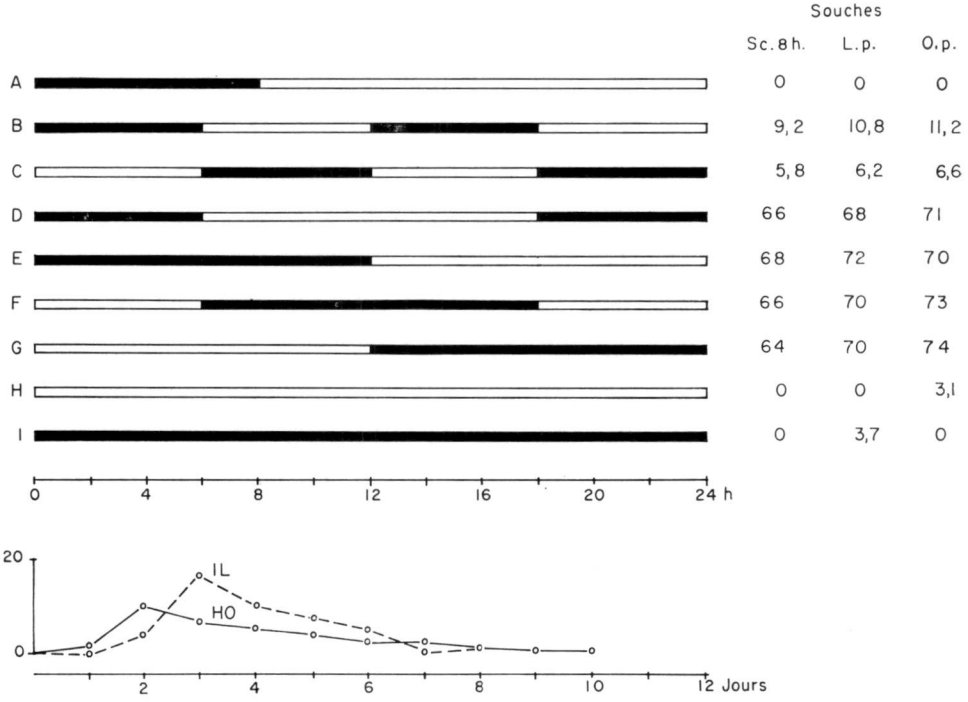



FIG. 4. — *En haut, conditions de scotophases et de photophases d'une durée globale de 24 h auxquelles ont été soumises des VA récoltées dans 3 souches : « scotopériode 8 h »* (Sc. 8 h), *« lumière permanente »* (L. p.) *ou « obscurité permanente »* (O. p.) *; les chiffres de droite indiquent les pourcentages globaux de GL obtenus au 12e jour de reproduction dans les divers lots.*
*En bas, pourcentages de GL relevés quotidiennement du 1er au 12e jours de reproduction dans le lot HO créé avec la souche « obscurité permanente » et le lot IL provenant de la souche « lumière permanente ».*

Les résultats fournis par les lots H (lumière permanente) et I (obscurité permanente) sont particulièrement intéressants : pour le lot HO, constitué avec la souche « obscurité permanente », et le lot IL, créé avec la souche « lumière permanente », il a été constaté la production d'un faible pourcentage de GL en début de reproduction ; ces derniers n'apparaissent pratiquement plus après le 7e jour de reproduction.

## V. — DÉPHASAGE DES SCOTOPHASES DE 6 ET DE 12 HEURES DANS UN CYCLE DE 24 HEURES

Avant d'aborder l'action de diverses combinaisons de scotophases et de photophases, il importait de préciser l'effet du déphasage de scotophases de 6 ou de 12 h dans un cycle de 24 h sur des VA récoltées dans des souches élevées sous une scotopériode de 8 h, à la lumière permanente ou à l'obscurité continue.

Ces essais ont été répétés à plusieurs reprises de 1964 à 1970 avec des lignées provenant de fondatrices écloses un ou deux ans auparavant.

La figure 4 indique les caractéristiques des divers lots ; la souche élevée sous une scotopériode de 8 h était éclairée de 4 à 20 h et les diverses conditions expérimentales ont été appliquées à 20 h pour tous les lots. L'examen des chiffres mentionnés sur la figure 4 permet de faire les remarques suivantes :

1° Pour les trois souches, une scotopériode de 8 h donne 0 p. 100 de GL (lot A).

2° Les quatre lots D, E, F et G, soumis à 12 h de scotophase et à 12 h de photophase, donnent un haut pourcentage de GL et le déphasage de 6 ou de 12 h par rapport au cycle normal E n'a pas modifié de façon significative les pourcentages globaux de GL ou les pourcentages quotidiens pendant les premiers jours de reproduction : cela semble montrer qu'il n'existe pas un rythme circadien accusé ou encore que l'animal s'adapte en quelques heures au nouveau rythme.

## VI. — ACTION CONJUGUÉE DE DIVERSES SCOTOPHASES ET PHOTOPHASES

Des virginopares provenant de la souche « scotophase 8 h » ont été élevées dans les conditions expérimentales représentées sur la figure 5. Les lots C, D et E étaient soumis à des scotophases de 6 ou de 12 h puis à des photophases d'une durée de 5 mn alternant avec des scotophases de la même durée ; le lot F était exposé en permanence à cette dernière condition. D'après les pourcentages globaux de GL relevés dans les divers lots, ces alternances de 5 mn de scotophase et de photophase agissent d'une façon voisine mais non identique à celle d'une scotophase (fig. 5).

Les lots G, H et I, qui se caractérisent par des scotophases d'une durée égale ou inférieure à 8 h, ont eu 0 p. 100 de GL.

D'autres expériences ont été faites avec des pucerons de la souche « scotopériode 8 h » à la température constante de 20°. Dans une première série, les pucerons ont été soumis à l'action de scotophases de 2, 4, 6..., 24 h, alternant avec des scotophases de la même durée. Ainsi que le montre la courbe Y de la figure 6, il a été obtenu 0 p. 100 de GL sous un éclairement permanent et une proportion croissante de GL

avec l'augmentation des durées de scotophase et de photophase, le maximum se produisant avec 11 ou 12 h de scotophase alternant avec 11 ou 12 h de photophase, mais la proportion de GL reste très forte dans le cas d'une scotophase de 24 h alternant avec une photopériode de 24 h ; elle a été, en moyenne, de 23 p. 100 pour 48 h — 48 h de scotophase et de photophase.

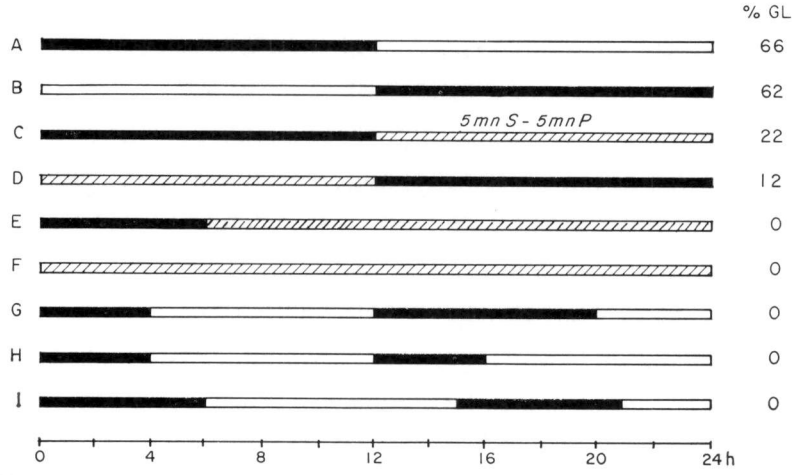



FIG. 5. — *Combinaisons diverses de scotophases et de photophases dans un cycle de 24 h réalisées avec la souche « scotopériode 8 h » ;*
*5 mn S-5 mn P : alternance de 5 mn de scotophase et de 5 mn de photophase*

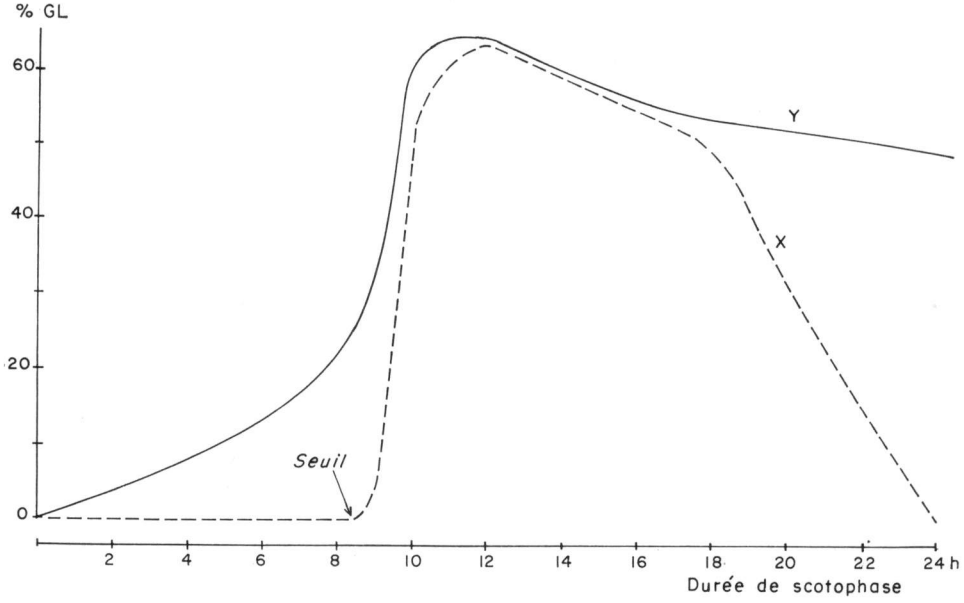



FIG. 6. — *Pourcentages globaux de GL relevés au douzième jour de reproduction dans la descendance de pucerons provenant de la souche « scotopériode 5 h » élevés à 20°. X = pucerons élevés à des scotopériodes de 2, 4..., 24 h ; Y = pucerons élevés à des scotophases de 2, 4, 6..., 24 h alternant avec des photophases de la même durée que celle des scotophases.*

Dans une seconde série d'expériences menées en parallèle avec la précédente, les pucerons étaient exposés à des scotophases de 0, 2, 4 ..., 24 h alternant avec des photophases de 24, 22, 20 ..., 0 h ; il a été relevé 0 p. 100 de GL, pour des scotophases de 0 à 8 h ou de 24 h (fig. 6 X) et le maximum à la scotophase de 12 h (BONNEMAISON, 1968).

Dans les lots élevés à 6, 4 et 2 h de scotophase alternant avec 6, 4 et 2 h de photophase, les GL, ne sont apparus qu'aux 5e, 10e et 11e jours de reproduction (fig. 7) ; du fait que les GL, ne naissent que 48 h après l'exposition à la scotophase agissante, cela signifie que les combinaisons 6 h S-6 h P, 4 h S-4 h P et 2 h S-2 h P n'ont permis respectivement la production des GL, qu'aux 3e, 8e et 9e jours après le début de l'expérience.

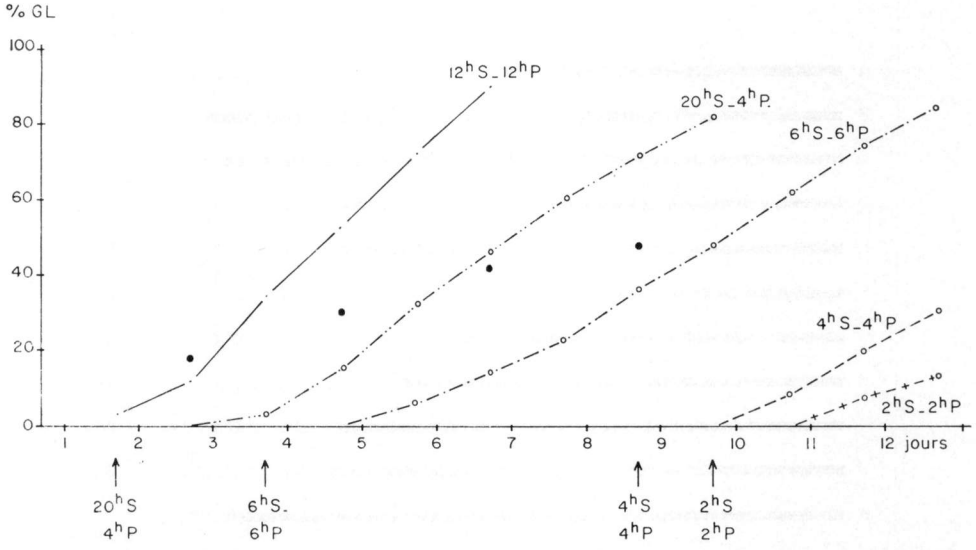



FIG. 7. — *Courbes des pourcentages des GL dans la descendance des pucerons provenant de la souche « scotopériode 8 h » élevés à 12 h S-12 h P, 20 h S-4 h P, 6 h S-6 h P, 4 h S-4 h P et 2 h S-2 h P à partir du 2e jour après la dernière mue. Les cercles noirs correspondent à ceux qui sont représentés sur la figure 2 ; les flèches indiquent le moment où les diverses conditions de scotophase (20 h, 6 h, 4 h et 2 h) ont commencé à provoquer la production des premiers GL, ces derniers n'apparaissant généralement que près de 48 h après le début de la scotophase initiante.*

PITTENDRIGH et MINIS (1964), PITTENDRIGH (1965) ont étudié l'action de la photopériode sur les éclosions des pupes de *Drosophila pseudo-obscura* FROLOWA. Des pupes étaient élevées à diverses combinaisons de scotophases et de photophases ininterrompues dans un cycle de 24 h, d'autres étaient élevées à l'obscurité permanente interrompue par 2 photophases d'une durée de 15 mn : ils ont constaté qu'en faisant intervenir ces deux interruptions lumineuses à la 12e et à la 24e heures, les éclosions se produisaient aux mêmes heures que les lots soumis à 12 h de photophase et à 12 h de scotophase. Ils en ont conclu que l'identité de ces résultats était attribuable au fait que les deux photophases de 15 mn délimitaient le « squelette » de la photophase de 12 h.

Afin de déterminer si cette conclusion s'appliquait à *D. plantaginea*, il a été réalisé une expérience (fig. 8) où des photophases de 1 ou 2 h étaient appliquées

à 12 h et à 22 ou 23 h (lots B et C) et d'autres où une photophase de 2 h avait lieu à partir de la 12e heure après le début de la scotophase, et des photophases de 4 à 8 h avant la 24e heure (lots D, E, F). Afin de déterminer comparativement l'effet de photophases ininterrompues ayant la durée totale des deux photophases utilisées dans les lots B à F, il a été mis en parallèle les lots G à K.

D'une façon générale, les photophases de 1 ou 2 h, appliquées à partir de la douzième heure de scotophase, ont produit davantage de GL que les lots correspondants ayant une photophase ininterrompue ; cependant, les lots B et C ont donné un pourcentage de GL nettement plus faible que le lot témoin A. On peut donc admettre que deux photophases courtes et séparées ont une action relativement plus importante qu'une photophase ininterrompue d'une durée égale à celle des deux photophases.

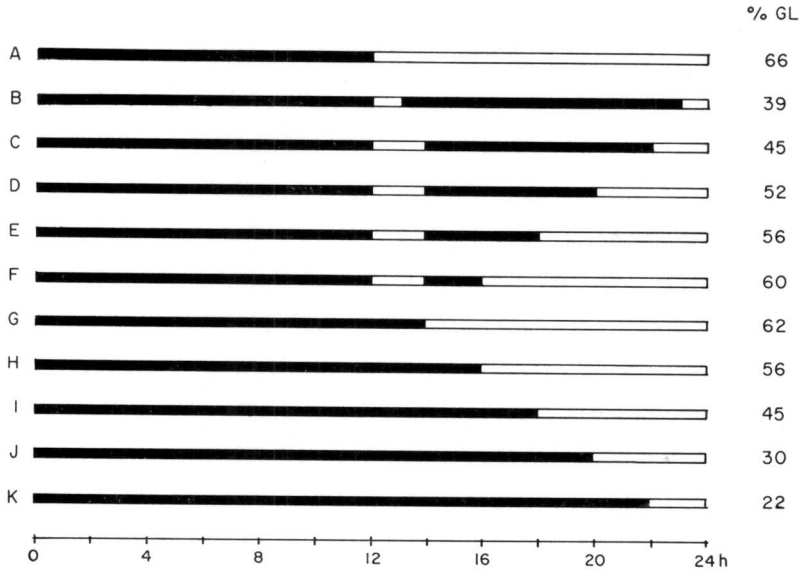



FIG. 8. — *Expérience faite en vue de vérifier l'effet « squelette » de brèves photophases*

## VII. — ACTION DE COURTES PHOTOPHASES

L'interruption d'une longue scotophase par une courte photophase modifie de façon très variable le pourcentage de diapause suivant l'heure de l'application.

BUNNING et JOERRENS (1959) ont constaté que le pourcentage de diapause chez *Pieris brassicae* L. était plus fortement abaissé lorsqu'une photophase de 2 h était appliquée 16 h après le début de la photophase principale ; cela a été observé aussi bien avec des lots soumis à 6 h de photophase et 12 h de scotophase qu'avec des lots exposés à 12 h de photophase et 12 h de scotophase. En appliquant un « flash » lumineux d'une durée de 0,001 seconde durant la scotophase, BARKER (1963) a obtenu une importante réduction du pourcentage de diapause avec *Pieris rapae* L. lorsque ce flash se produit 14 h après le début de la photophase.

En utilisant la même technique expérimentale sur *Ostrinia nubilalis* HÜBNER, BECK (1962) suppose que c'est la scotophase qui joue le rôle principal. ADKISSON (1964), opérant avec *Pectinophora gossypiella* SAUNDERS, conclut que les heures du début de la photophase et du début de la scotophase interviennent dans l'induction de la diapause.

D'après LEES (1965), il n'existe pas de rythme circadien chez *Megoura viciae* ; il a obtenu 0 p. 100 de pucerons producteurs d'ovipares avec des interruptions lumineuses de 1 h appliquées 19 à 24 h ou 30 à 34 h après le début de la photophase, et 60 à 80 p. 100 de femelles productrices d'ovipares quand la photophase de 1 h a lieu

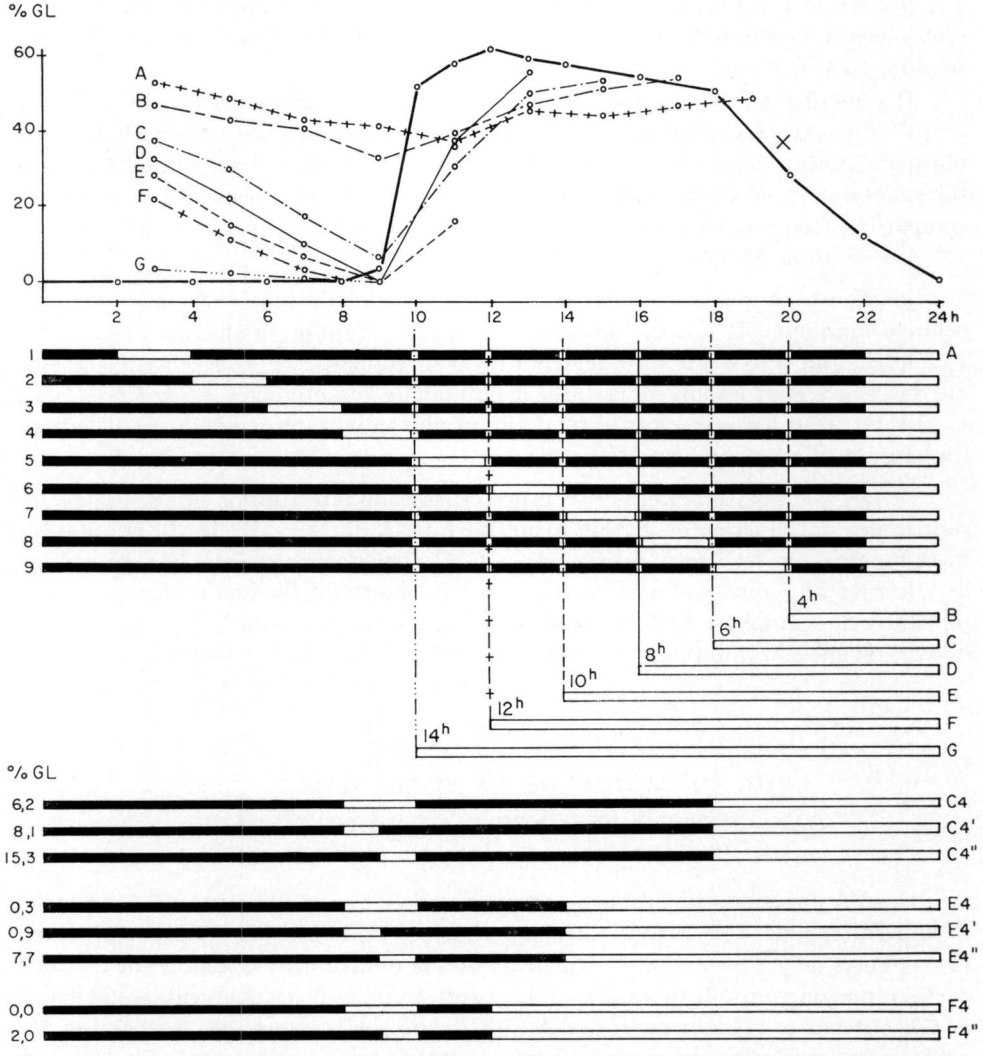



FIG. 9. — *Pourcentages globaux de GL engendrées au 12e jour après le début de l'expérience par des VA récoltées deux jours après la dernière mue dans une lignée élevée sous une scotopériode de 8 h ; les lots étaient exposés à une photopériode de 2, 4, 6, 8, 10, 12 ou 14 h* (lots A à G), *et la scotopériode étant interrompue par une photophase d'une durée de 2 h ou de 1 h* (figures du bas).

18 ou 30 h après le début de la photophase. Avec le même Aphide, BOULAY (1967) a constaté que dans un cycle de 24 h, une scotophase de 1 h appliquée à la 8e heure de la photophase est sans effet. Dans un cycle de 12 h de photophase et de 12 h de scotophase, une interruption lumineuse de 1 h appliquée respectivement 2 ou 9 h après le début de la scotophase donne 100 ou 0. p. 100 de femelles productrices d'ovipares.

Des *D. plantaginea* ont été récoltés le deuxième jour après la dernière mue dans la souche « scotopériode 8 h » (de 20 h à 4 h) et placés sous diverses conditions expérimentales (fig. 9) : le principe était de soumettre ces pucerons à des photopériodes de 2, 4, 6, 8, 10, 12 ou 14 h, la scotopériode étant interrompue par une photophase de 2 h, parfois de 1 h, tous les lots étant exposés au début de la première tranche de la scotophase à 20 h afin de ne pas bouleverser un éventuel rythme circadien (BONNEMAISON, 1966 *a*, 1968).

Il a été utilisé pour ces essais environ 4 000 pucerons et les relevés ont porté sur plus de 160 000 VA, GL ou mâles : les essais ont, en conséquence, été échelonnés sur plusieurs années, depuis la fin octobre jusqu'au début de mai ; les conditions alimentaires ont donc différé suivant les dates de réalisation des expériences et il ne peut être comparé de façon rigoureuse les pourcentages de GL obtenus dans les diverses séries.

Les résultats les plus nets sont les suivants :

1° Pour les lots B à G, quelle que soit la durée globale de la scotophase, le pourcentage minimum de GL est observé lorsque l'interruption lumineuse a lieu de 8 à 10 h et surtout de 8 à 9 h après le début de la scotophase ; ce pourcentage est éga ou voisin de 0 pour les lots où la durée maximum de la scotophase est de 8 h (lots D, E, F et G). Pour les autres lots, il est d'autant plus important que la durée de la photophase est plus courte (lots A, B et C).

2° Les scotophases antérieures ou postérieures à l'interruption lumineuse de 2 h sont égales ou supérieures à 12 h pour les lots $D_6$, $C_6$ et $C_7$, $B_1$, $B_2$, $B_3$ et aussi $B_6$, $B_7$ et $B_8$, ainsi que les lots A, à l'exception de $A_5$ ; pour tous ces lots, le pourcentage de GL a été au moins égal à 40 p. 100 ; ces faits montrent, qu'en l'occurrence, c'est une durée de scotophase égale ou supérieure à 12 h qui a provoqué la forte production de GL, qu'elle soit antérieure ou postérieure à l'interruption lumineuse.

## VIII. — ACTION DE LA SCOTOPHASE DANS DES CYCLES INFRA- OU ULTRACIRCADIENS

Des VA provenant de la souche « scotopériode 8 h » ont été élevées le lendemain de la dernière mue, à des scotophases de 7, 8, 9, 10, 11, 12 et 13 h, alternant avec des photophases de 7 à 16 h ; il a été ainsi réalisé, à la température constante de 20°, des cycles d'une durée totale de 14 à 28 h. La figure 10 indique les pourcentages globaux de GL obtenus le 12e jour après le début de l'expérience ; pour des scotophases de 7 à 13 h, le pourcentage maximum de GL est obtenu lorsque ces scotophases alternent avec des photophases de la même durée. Il a été combiné des scotophases de 9 à 13 h avec des photophases d'une durée inférieure ou supérieure à celle des scotophases ;

on constate que, pour des écarts équivalents, les photophases plus longues que les scotophases diminuent plus fortement les pourcentages de GL, que le cas inverse (BONNEMAISON, 1967 *a*).

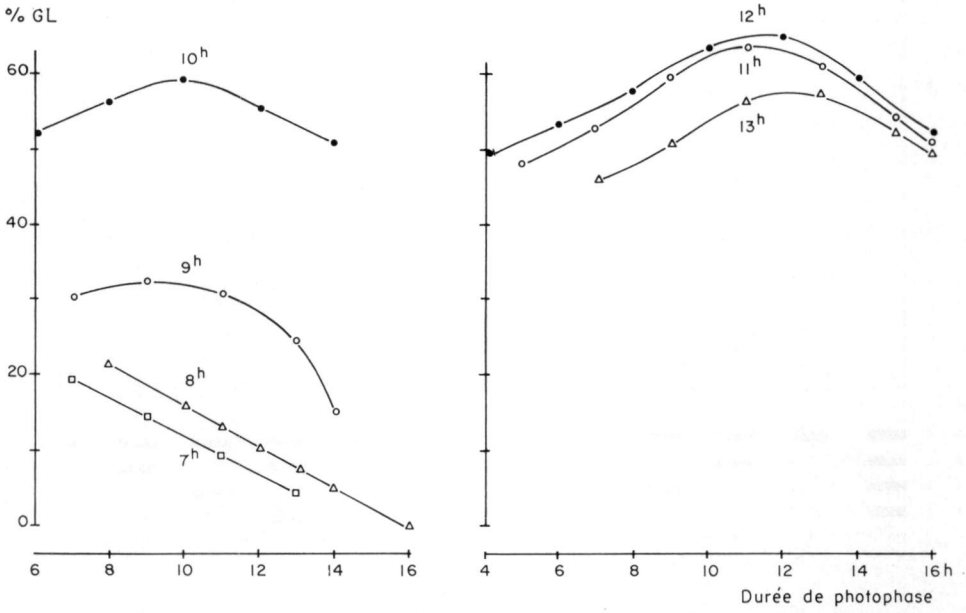



FIG. 10. — *Pourcentages globaux de GL obtenus le 12e jour après le début de l'expérience par l'élevage de VA de la souche « scotopériode 8 h » à des scotophases de 7, 8, 9, 10, 11, 12 et 13 h alternant avec des scotophases de 4 à 16 h*

En 1965 et en 1966, des pucerons de la lignée 1964 et de la souche « scotopériode 8 h » ont été utilisés pour diverses expériences consistant à faire alterner une scotophase de 12 h avec des photophases de 12, 36, 60 et 84 h, ou 24, 48, 72 et 96 h. La répétition de ces expériences a montré qu'il existe d'assez grandes fluctuations individuelles et, afin d'avoir une compréhension de l'ensemble des phénomènes, il est nécessaire de schématiser quelque peu les résultats d'après les chiffres moyens obtenus dans les différents lots ; il sera admis que tous les lots ont donné 18 p. 100 de GL 48 h après l'exposition à la première scotophase de 12 h et que ce pourcentage tombe à 0, 96 h après le début de la scotophase ; le lot 1 (12 h scotophase et 12 h photophase) augmente en moyenne le pourcentage de GL de 18 p. 100 à chaque scotophase de 12 h (fig. 2).

J'ai formulé l'hypothèse (BONNEMAISON, 1964 *c*) que la production des GL était liée à un phénomène neurosécrétoire résultant de l'alternance d'une scotophase et d'une photophase. Si les photophases de 24 à 96 h n'altèrent pas la sécrétion hormonale résultant de l'exposition à une scotophase de 12 h, il devrait y avoir pour les lots 2 à 9, une augmentation régulière d'au moins 18 p. 100 de GL après chaque phase de 12 h ; la figure 11 indique les pourcentages de GL qui devraient être obtenus, si cette hypothèse est exacte et les proportions réelles. On constate que les pourcentages maximums de GL sont relevés 48 h après le début de chaque scotophase, et régressent ensuite pendant la photophase. Les chiffres réels sont légèrement plus élevés que les

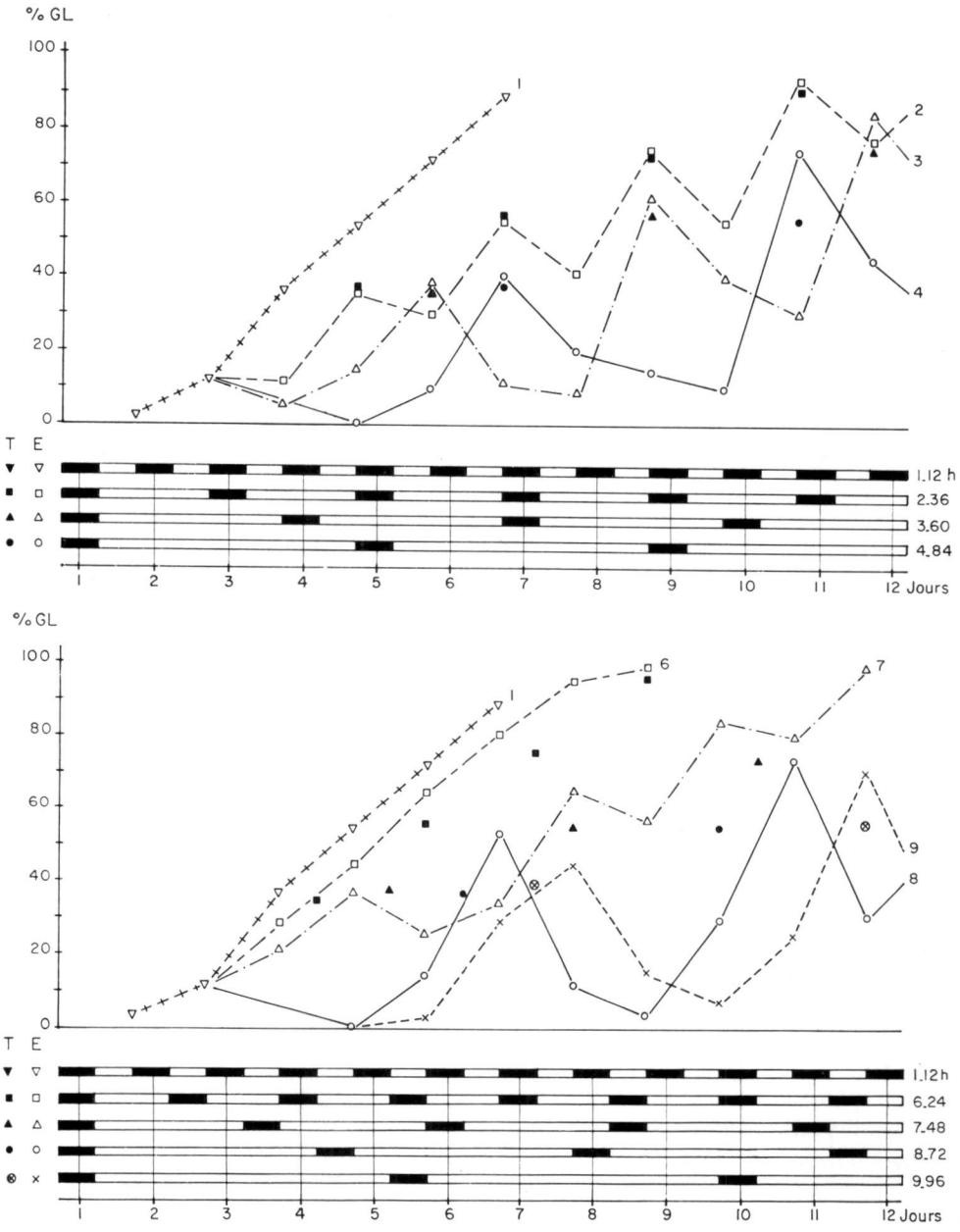



FIG. 11. — *En haut, VA soumises à partir du 2e jour après la dernière mue à l'alternance d'une scotophase de 12 h et d'une photophase de 12 h* (lot 1, schématisé), *de 36 h* (2), *de 60 h* (3), *de 84 h* (4) *et, en bas, de 24 h* (6), *48 h* (7), *72 h* (8) *et 96 h* (9) *; pourcentages de GL théoriques* (T) *et expérimentaux* (E)

pourcentages théoriques ; cela s'explique, pour une part, par le fait, ainsi que je l'ai signalé au chapitre III, que les pucerons âgés sont relativement plus sensibles à la scotophase de 12 h que les pucerons adultes depuis 2 jours (BONNEMAISON, 1966 *a*). Il intervient également une autre cause : ainsi que le montrent les courbes de production de GL par les pucerons exposés à une seule scotophase de 12 h (fig. 2*c*, le maximum de GL est observé 48 h après le début de la scotophase de 12 h mais il est également engendré des GL 72 h (et même 96 h pour les pucerons âgés) après le début de l'action de la scotophase ; si l'on ajoute ce reliquat à la production des GL résultant de l'action de la nouvelle scotophase de 12 h, les pourcentages théoriques correspondent remarquablement bien avec les pourcentages relevés dans les expériences.

Dans les lots où une longue photophase (60, 72, 84 ou 96 h) sépare deux scotophases consécutives de 12 h, on constate que les pourcentages de GL diminuent graduellement toutes les 24 h après le maximum provoqué par chaque scotophase ; il peut ainsi retomber à près de 0 si la durée de la photophase séparant deux scotophases est voisine de 96 h ; c'est ce qu'il a été observé dans le lot 9 (96 h de photophase) et même dans le lot 8 (72 h de photophase). Cela revient à dire que chaque scotophase de 12 h, suivie ou précédée d'une photophase au moins égale à 12 h, se comporte comme un tout qui n'est pas lié aux conditions antérieures de scotophase et de photophase, compte tenu de l'effet de l'âge des géniteurs.

## IX. — ACTION DE LA COMPOSITION SPECTRALE DE LA LUMIÈRE

Plusieurs espèces d'Insectes ont été élevées avec des lampes électriques de différentes couleurs afin de déterminer l'influence des diverses parties du spectre sur la diapause.

DICKSON (1949) a élevé des chenilles de *Laspeyresia molesta* BUSCK. à 12 h d'obscurité et à 12 h d'éclairement de diverses couleurs : la lumière de 4 000 à 5 800 Å (violet à jaune) a provoqué un pourcentage de diapause de 87 à 99 p. 100 ; la lumière rouge (6 000 Å) a donné 20 p. 100 de diapause ; l'ultraviolet (3 600 Å) et l'infrarouge (14 000 Å) n'ont pas donné de diapause.

GEYSPITZ (1957) a opéré sur *Dendrolimus pini* L., *Pieris brassicae* L. et *Acronycta rumicis* L. avec différents filtres colorés (rouge, orange, vert et violet) ; le vert a eu une action voisine de la lumière blanche pour les 3 espèces, le rouge et l'orange un effet comparable à l'obscurité pour *D. pini*. Pour *A. rumicis*, toutes les couleurs essayées ont eu une action identique à la lumière blanche ; des résultats similaires ont été obtenus avec *Leptinotarsa decemlineata* SAY par de WILDE et BONGA (1958) ; les longueurs d'onde de 4 320 à 6 750 Å, c'est-à-dire du violet au rouge, n'ont pas provoqué de diapause ; celle-ci n'a été obtenue qu'avec l'infrarouge (7 000 Å).

LEES (1953, 1966) a expérimenté des filtres colorés du vert bleuâtre à l'ultraviolet (3 650 à 5 000 Å) sur *Panonychus ulmi* KOCH. et *M. viciae* ; le maximum de sensibilité a été obtenu avec le bleu (4 250 Å) ; le jaune et l'infrarouge (au-dessus de 5 300 Å) ont eu le même effet que l'obscurité.

Des VA de *D. plantaginea* de la souche « scotopériode 8 h » ont été élevées dans les conditions suivantes :

— 12 h d'obscurité et 12 h de lumière blanche.
— 8 h d'obscurité et 16 h de lumière blanche.

Les quatre autres lots ont été soumis à 8 h d'obscurité suivies de 4 h d'exposition à un éclairage bleu, vert, jaune ou orange (lampes à incandescence de 25 watts) et 12 h de lumière blanche ; il a été relevé 54 p. 100 de GL dans le premier lot et 0 p. 100 dans tous les autres lots. La réaction de *D. plantaginea* est donc identique à celle d'*A. rumicis* et de *L. decemlineata.*

## X. — ACTION COMBINÉE DE LA PHOTOPÉRIODE ET DE LA TEMPÉRATURE

L'Acarien *P. ulmi* KOCH. élevé à une température constante de 15° et sous une scotopériode de 12 h produit 100 p. 100 de femelles donnant des œufs en diapause. La proportion de ces femelles tombe à 70 p. 100 à la température de 25°. L'élevage sous une longue scotopériode, à 25° durant la photophase et à 15° durant la scotophase donne 96 p. 100 de femelles productrices d'œufs d'hiver ; dans le cas inverse, il n'a été obtenu que 53 p. 100 de ces femelles (LEES, 1953).

La durée de la photopériode critique de *M. viciae* diminue de 5 mn si la température d'élevage est augmentée de 5° (LEES, 1963).

GORYSHIN (1955) et DANILEVSKII (1965) ont exposé des chenilles d'*Acronycta rumicis* L. à diverses combinaisons de photopériodes et de températures, élevées ou basses ; ils concluent qu'une longue photophase et une haute température n'entraînent pas de diapause pupale, qu'une température de 5° combinée avec la photophase, a le même effet que l'obscurité et que la scotophase combinée à une température de 5° ne modifie pas le pourcentage de diapause.

DANILEVSKII (1965) a élevé des chenilles d'*A. rumicis* sous une scotopériode de 15 h avec une interruption lumineuse de 3 h (de la 6e à la 9e heure après le début de la scotophase) combinée aux températures de 0, 10, 14 et 26° : il a obtenu 100 p. 100 de diapause avec les lots à 0, 10 et 14°, et 8,6 p. 100 avec des lots à 26°.

Les expériences suivantes ont été faites avec des VA récoltées le 2e jour après la dernière mue dans la souche « scotopériode 8 h ». Dans une première série d'essais (fig. 12), les pucerons des divers lots ont tous été exposés à une scotophase de 12 h alternant avec une photophase de 12 h combinées avec des températures de 15, 20 et 25° (lots A à F). Les lots A, B et C ont donné des pourcentages de GL très voisins. Une température de 25° associée à la scotophase, a diminué plus fortement la proportion de GL que la même température combinée avec la photophase (lots D et E) mais l'effet dépressif a été particulièrement accusé lorsque la scotophase et la photophase de 12 h ont été appliquées à 25° (lot F).

Avec une scotophase de 12 h, les pourcentages de GL ont été plus faibles dans le lot J que dans le lot I ou le lot A ; à la suite d'une scotophase de 10 h, une photophase de 2 h combinée avec une température de 5° (lot H) donne un pourcentage un peu plus élevé que le lot G mais légèrement plus faible que celui du lot A.

A la température de 20°, une scotopériode de 12 h (lot A) produit davantage de GL qu'une scotopériode de 14 h (lot K) ; les pourcentages relevés dans les lots L et M sont compris entre ceux des lots A et K.

Nous constatons qu'une photophase combinée à une température de 5° et appliquée en fin de scotophase a une action légèrement inférieure à celle de la scotophase

associée à une température de 20° (lots A et H ; lots A, K et L ; lots K, O et P). Une température de 25° combinée à la scotophase a une action différente lorsqu'elle termine une scotophase de 12 h (lot J), ou de 14 h (lot N). Les effets favorables à la production des GL (scotophase à 20° et photophase à 5°) s'additionnent (lots H, O, P et Q) lorsqu'ils sont appliqués à la fin d'une scotophase de 10 h (BONNEMAISON, 1966 *c*).

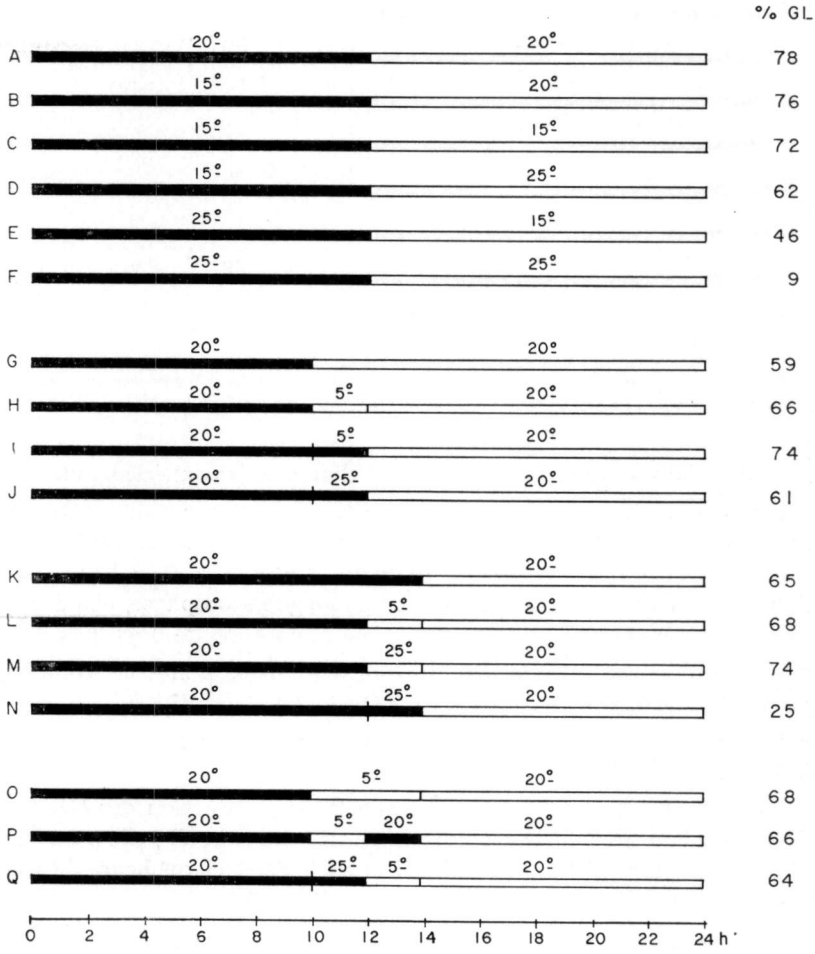



FIG. 12. — *Conditions d'éclairement et de température auxquelles ont été soumises les VA des lots A à Q dans un cycle de 24 h*

Il a été mentionné précédemment (p. 536) que des VA élevés à 20° sous une scotophase de 14 h interrompue par une photopériode de 2 h engendraient un faible nombre de GL lorsque cette photophase était appliquée entre 6 et 8 h et surtout entre 8 et 10 h après le début de la scotophase. La figure 13 indique les pourcentages de GL obtenus avec des photophases ou des scotophases d'une durée de 2 h combinées avec des températures de 5, 10 ou 25° appliquées à ces périodes critiques. On constate que la scotophase à 5 ou 25° diminue plus ou moins fortement (lots T, W, X) la pro-

portion des GL, par rapport au témoin K. En revanche, une photophase de 2 h combinée avec une température de 5 ou de 20° (lots R, S, U et V) abaisse à 0-6 p. 100 le pourcentage de GL.

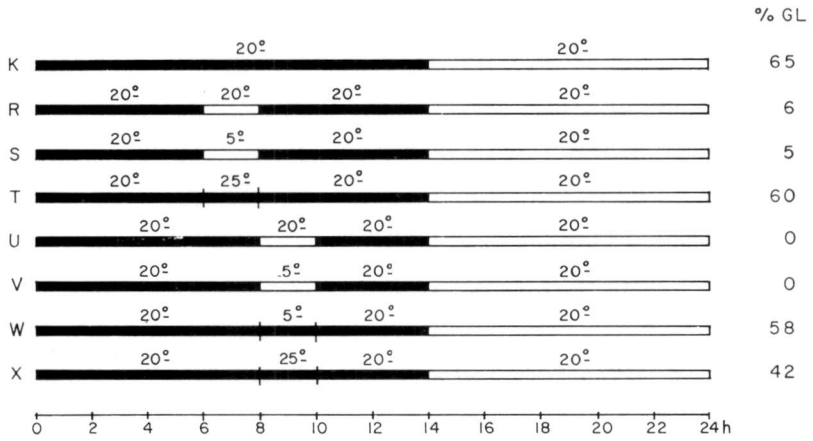



FIG. 13. — *La scotophase, à la température de 20°, a été interrompue de la 6e à la 8e heure* (lots R, S, T), *ou de la 8e à la 10e* (lots U à X) *par une photophase ou une scotophase d'une durée de 2 h combinée avec une température de 5, 20 ou 25°*

Les conclusions suivantes peuvent être déduites de ces expériences :

1° Une température de 5° combinée avec la photophase a un effet voisin mais inférieur à celui d'une température de 20° associée à la scotophase lorsqu'elle est appliquée à la fin d'une scotophase de 10 ou de 12 h (lots A, H et L) ; lorsque cette condition expérimentale intervient durant une longue scotophase, elle a une action identique à une température de 20° combinée à la photophase (lots R et S, U et V).

2° En comparaison avec la combinaison scotophase à 20°, la scotophase à 5° diminue légèrement la production des GL (lots A et I, K et W).

3° La photophase à 25° abaisse faiblement le pourcentage de GL par rapport à la photophase à 20° (lots A et M).

4° La scotophase à 25° diminue légèrement la production des GL lorsqu'elle intervient entre la 6e et la 8e heure de scotophase (lots K et T) ; elle a un effet beaucoup plus marqué lorsqu'elle est appliquée entre la 8e et la 10e heure de scotophase (lots K et X) ou entre la 12e et la 14e heure (lots K et N).

## XI. — DISCUSSION

Les fluctuations de la photopériode ont un rôle extrêmement important sur la physiologie et la biologie des végétaux et des animaux ; la photopériode peut provoquer des rythmes journaliers, ou diurnes ou circadiens, des rythmes mensuels (rythmes lunaires), ou annuels (rythmes saisonniers).

Les recherches les plus nombreuses et les plus approfondies, relatives à l'action de la photopériode sur les animaux, concernent les Arthropodes : plusieurs mises

au point ont été publiées sur cette question (LEES, 1955 ; BRUCE et PITTENDRIGH, 1957 ; BUNNING, 1964 ; HARKER, 1958, 1961 ; DANILEVSKY, 1961 ; de WILDE, 1962 *a* ; BECK, 1968 ; DANILEVSKY *et al.*, 1970).

Le mécanisme du mode d'action de la photopériode a donné lieu à diverses hypothèses qui admettent généralement l'existence d'une « horloge biologique ».

1° BUNNING (1936) explique les effets photopériodiques par l'existence d'un processus rythmique contrôlé par un seul oscillateur circadien sur lequel d'autres fonctions rythmiques peuvent être couplées. BUNNING distingue deux phases dans le rythme journalier : une phase de « tension » se produisant durant la photophase, et une phase de « relaxation » se déroulant durant la scotophase.

2° PITTENDRIGH et ses collaborateurs (BRUCE et PITTENDRIGH, 1957 ; PITTENDRIGH et BRUCE, 1957, 1959 ; PITTENDRIGH, 1966 ; PITTENDRIGH et MINIS, 1964), BECK, 1964, 1968, admettent l'existence d'au moins deux systèmes oscillatoires endogènes dont la période serait voisine de 8 h. Un des oscillateurs, appelé « Endogenous Self-sustaining oscillator A » (ESSO A), considéré comme l'entraîneur, est déclenché par les stimuli photopériodiques. Le second oscillateur (ESSO B) est entraîné par le premier ; il serait sensible à la température et peut-être aussi à l'action d'autres facteurs physiques et chimiques : les rythmes d'éclosion seraient liés à l'oscillateur B.

3° En conclusion de son travail sur *Laspeyresia molesta* BUSCK, DICKSON (1949) admet l'existence d'une « hormone de diapause » produite durant la croissance larvaire et synthétisée en deux phases, l'une pendant la scotophase et l'autre au cours de la photophase ; la synthèse optimale a lieu avec une scotophase de 11 h. De WILDE (1962 *b*) remarque que l'induction de la diapause résulte de l'exposition des stades sensibles d'un Insecte à la succession de cycles journaliers d'une photopériode effective ; en se référant aux expériences de GEYSPITZ (1953), réalisées avec *Dendrolimus pini* L., où la diapause ne se produit qu'après l'exposition des larves pendant 30 à 31 jours à une photopériode de 9 h, il suppose qu'un facteur inducteur de la diapause est sécrété et accumulé jusqu'à ce qu'il existe dans l'animal une quantité suffisante de ce facteur pour déclencher l'état de diapause, ou encore qu'il se produit graduellement une déficience endocrinienne.

SCHNEIDER (1950), HINTON (1957) et SCHRODER (1957) admettent également que le déclenchement et le maintien de la diapause sont liés à l'existence d'hormones.

D'après WIGGLESWORTH (1934), la diapause résulte de l'absence d'une hormone de croissance. La diapause pupale de *Diataraxia oleracea* L. est attribuée à la non production d'hormones de croissance par WAY *et al.* (1949), WAY et HOPKINS (1950), par suite de courtes photopériodes ; au contraire, les longues photopériodes stimuleraient la production ou l'accumulation d'hormones permettant la croissance.

LEES (1959, 1960, 1966 *b*) a élevé l'Aphide *M. viciae* sous diverses combinaisons de photophases et de scotophases ; il conclut que la production des formes ovipares est liée à une scotophase critique de 9, 15 h dans un cycle de 24 h. En accord avec les conclusions de DICKSON (1949), il nie l'existence d'un rythme circadien et admet l'existence d'une horloge du type « sablier » ou d'un « interval-timer ».

4° TYSHCHENKO (1966), DANILEVSKY *et al.* (1970), expliquent les relations entre la photophase et la scotophase par l'existence de deux oscillateurs différents, A et B ; l'oscillateur A commence à fonctionner avec le début de la photophase, l'oscillateur B se met en marche au début de la scotophase : la diapause se manifeste lorsqu'il

n'y a pas de coïncidence entre les phases actives des oscillateurs A et B ; elle n'a pas lieu lorsque ces phases coïncident partiellement. L'amplitude des oscillations de B est liée à la température et cette dernière peut provoquer une certaine période latente *b* qui prend place entre le début de la scotophase et celui de la manifestation de l'activité de la scotophase. La perception du photopériodisme résulterait des oscillations libres de A et de B dont la synchronisation mutuelle déterminerait l'activité ou l'inactivité des organes neuroendocriniens qui conditionnent le développement de l'Insecte.

L'emplacement des cellules endocrines intervenant dans le fonctionnement des oscillateurs est discuté ; chez les chenilles d'*O. nubilalis*, elles se trouveraient dans le proctodeum et sécréteraient une hormone spécifique appelée « proctodone » par BECK et ALEXANDER (1964) ; la production de la proctodone commencerait à l'obscurité et se renouvellerait toutes les 8 heures. Les interrelations phasiques des périodes de sécrétion de l'hormone avec les changements rythmiques d'activité des cellules neurosecrétrices du cerveau pourraient entraîner une réaction photopériodique en « jour long » ou maintenir la diapause en « jour court » (BECK, 1964).

Selon TYSHCHENKO (1967, la diapause des larves de *Dendrolimus pini* L. résulterait de l'action de la photopériode sur des cellules nerveuses « génératrices » de la *pars intercerebralis*. Ces neurones manifestent nettement des rythmes journaliers d'activité électrique spontanée et ils sont excités par le passage de l'obscurité à la lumière ; ils semblent être liés par des synapses avec les cellules neurosécrétrices. Grâce à des ligatures de l'abdomen, TYSHCHENKO a montré que pour *D. pini* comme pour *O. nubilalis*, l'organe endocrine serait localisé dans l'abdomen ; les cellules de cet organe sécréteraient, durant la scotophase, une hormone qui interviendrait sur la transmission de l'information photopériodique des neurones des cellules neurosécrétrices. Les interactions entre les neurones du cerveau et les cellules de l'organe endocrine de l'abdomen correspondraient au fonctionnement des oscillateurs A et B liés respectivement à la photophase et à la scotophase.

Ainsi que le signalent BECK (1968), DANILEVSKY *et al.* (1970), ni l'hypothèse « sablier » ni les divers modèles circadiens d'horloge ne peuvent expliquer l'ensemble des résultats expérimentaux relatifs aux relations existant entre la diapause et la photopériode.

La détermination des gynopares et des formes sexuées chez les Aphides présente de grandes analogies avec celle de la diapause (BONNEMAISON, 1956 *b*) ; en conséquence, les observations ou conclusions relatives à ce phénomène peuvent être transposées aux Aphides.

J'examinerai successivement les points suivants relatifs à la production des GL de *D. plantaginea :*

A. — Rôle de la scotophase.
B. — Rôle de la photophase.
C. — Inexistence d'un rythme circadien.
D. — Hypothèse sur le mécanisme de la production des GL.

## A. — *Rôle de la scotophase*

A la latitude de Paris, la durée de la photopériode, calculée d'après les heures du lever et du coucher du soleil, varie de 8 h 11 à 16 h 07 ; en se limitant à la période

d'activité de la majeure partie des Arthropodes, soit du 15 avril au 1er octobre, la durée de la photophase varie seulement de 11 h 38 à 16 h 07 et celle de la scotophase de 7 h 53 à 12 h 22 ; la variation des durées n'est donc que de 4 h 29 et cela suffit pour que, chez les espèces hétérodynames et polyvoltines, il succède à des générations sans diapause, une génération affectée de la diapause et, pour la plupart des Aphides, qu'il apparaisse des formes sexupares et sexuées après plusieurs générations parthénogénétiques.

A la température constante de 20° et dans un cycle de 24 h où une photopériode ininterrompue succède à une scotophase également ininterrompue, les GL$_4$ n'apparaissent jamais avec une scotopériode de 8 h, et un faible pourcentage est obtenu avec une scotopériode de 9 h ; le seuil « critique » de la scotopériode peut donc être fixé à 8 h 30 (fig. 6X). La durée optimale de la scotopériode est de 11-12 h mais le pourcentage de GL$_4$ est très élevé avec des scotopériodes de 10 à 16 h ; il varie suivant les conditions expérimentales (durée de la scotopériode à laquelle ont été élevés les géniteurs, alimentation, de 0 à 3,7 dans les lots soumis à l'obscurité ou à un éclairement permanents (fig. 2 et 4)).

La figure 9 montre qu'il est obtenu pratiquement 0 p. 100 de GL$_4$ pour les lots D, E, F et G, lorsque l'interruption lumineuse de 2 h survient entre la 8e et la 10e heure après le début de la scotophase : dans ces cas, la durée de la scotophase qui fait suite à l'interruption lumineuse, varie de 0 à 6 h. Une interruption lumineuse de 1 h intervenant entre la 8e et la 9e heure diminue plus fortement la proportion de GL$_4$ qu'une interruption de 1 h appliquée de la 9e à la 10e heure (fig. 10, lots $C_4$, $C_4'$ et $C_4''$, $E_4$, $E_4'$ et $E_4''$, $F_4$, et $F_4''$) ; cela confirme que la durée critique de la scotophase est de 8 h 30.

Le pourcentage de GL$_4$ est de 6,2 pour le lot C4 (interruption lumineuse de 8 à 10 h après le début de la scotophase) ; il existe ici une scotophase de 8 h avant l'interruption lumineuse et une seconde photophase de 8 h après cette interruption.

Les lots A et B donnent une proportion importante de GL$_4$ dans toutes les conditions ; pour ces deux lots, les durées des scotophases, soit avant l'interruption lumineuse, soit après celle-ci, varient de 2 à 18 h pour le lot A, et de 2 à 16 h pour le lot B ; les durées des scotophases sont respectivement de 8 et de 12 h pour le lot $A_4$, de 8 et de 10 h pour le lot $B_4$ ; les importants pourcentages de GL$_4$ relevés dans les lots $A_4$ et $B_4$ sont donc attribuables aux scotophases de 10 et de 12 h existant après l'interruption lumineuse.

LEES (1967 *b*) a élevé des virginopares de *M. viciae* à une photophase de 8 h suivie d'une scotophase de 12 à 23 h avec une interruption lumineuse de 1 h appliquée de 1 à 10 h après le début de la scotophase ; il a obtenu 100 p. 100 de pucerons producteurs de femelles sexuées, à l'exception des lots où l'interruption lumineuse avait lieu à la 6e, 7e, 8e et 9e heure après le début de la scotophase.

### B. — *Rôle de la photophase*

L'action de la scotophase se manifeste à la condition qu'une photophase d'une durée suffisante lui succède ou la précède.

La figure 10 montre les résultats fournis par l'action combinée de diverses scotophases avec des photophases d'une durée inférieure, égale ou supérieure à ces scotophases ; pour les scotophases de 10, 11 et 12 h, il y a de très faibles différences de

pourcentage de GL, lorsque les durées des photophases sont supérieures ou inférieures de 2 h à celles des scotophases. En règle générale, cependant la diminution du pourcentage des GL, est plus forte quand les durées des photophases sont supérieures à celles des scotophases que dans le cas inverse.

### C. — *Inexistence d'un rythme circadien*

Diverses expériences mentionnées précédemment ne permettent pas de conclure à l'influence d'un rythme circadien sur la production des GL. Un déphasage de 6 ou de 12 h du cycle 12 h S-12 h P diminue très faiblement la proportion des GL (fig. 4) ; cela est dû au fait que le couple actif scotophase-photophase est retardé de 6 ou de 12 h.

Il est observé de hauts pourcentages de GL, lorsque des scotophases de 10, 11, 12 et 13 h alternent avec des photophases de 4 à 16 h (fig. 10) ; des proportions plus faibles de GL, sont relevées dans les cas où des scotophases de 2, 4, 6, 8, 16, 18, 24 ou 48 h alternent avec des photophases d'une durée identique à celle des scotophases (fig. 6Y).

L'expérience relatée p. 537 (fig. 11) où les scotophases de 12 h alternent avec des photophases ininterrompues de 24 à 96 h montre que le pourcentage de GL, dépend essentiellement du nombre des scotophases de 12 h auxquelles les pucerons ont été soumis, que ces scotophases coïncident ou non avec le rythme normal 12 h S-12 h P (fig. 11,1).

### D. — *Hypothèse sur le mécanisme de la production des GL*

Les Aphides sont un matériel particulièrement intéressant pour l'étude du mode d'action de la photopériode. En raison de leur facilité d'élevage et de leur rapidité de reproduction, il est possible d'expérimenter sur un nombre d'individus bien plus important que celui qui peut être utilisé pour les études relatives à la diapause ; en outre, la technique qui a été employée permet de suivre de jour en jour les fluctuations des proportions de GL, alors que les expériences concernant la diapause ne fournissent qu'un résultat global.

Tous les essais mentionnés dans ce travail mettent en évidence que la production des GL, résulte de l'action combinée de la scotophase et de la photophase.

Dans un cycle de 24 h, la durée critique de la scotophase est de 8 h 30, et des GL, apparaissent lorsque les scotophases de 9 à 22 h alternent avec des photophases de 15 à 24 h ; il n'apparaît pratiquement pas de GL, dans la descendance des pucerons exposés à un éclairement ou à une obscurité permanents.

Les bases de mon hypothèse sont les suivantes :

1° J'ai supposé (Bonnemaison, 1968) qu'un organe endocrine sécrétait pendant la scotophase une hormone $H_s$ dont l'action ne pouvait s'extérioriser que sous l'action d'une autre substance produite au cours de la photophase. Les récents travaux de physiologie cellulaire permettent d'admettre qu'il est sécrété durant la scotophase un précurseur P.$H_s$ qui, sous l'action d'une enzyme émise au cours de la photophase, se transforme en l'hormone $H_s$.

La production du précurseur doit commencer dès le début de la scotophase puisqu'il est obtenu un faible pourcentage de GL, quand 2 ou 4 h de scotophase alternent avec 2 ou 4 h de photophase (fig. 6Y).

La courbe de production du précurseur en fonction du temps a été établie d'après la courbe Y de la figure 6 mais légèrement modifiée : les courbes de production quotidienne des GL fournies par les scotophases de 9 à 12 h sont des courbes exponentielles et il est relevé 100 p. 100 de GL par période de 24 h avant le 12e jour de reproduction. Les courbes de production des GL par les virginopares élevées sous des scotophases de 2, 4, 6 ou 8 h alternant avec des photophases de la même durée sont rectilignes si l'on tient compte de l'influence de l'âge des mères. Étant donné que l'effet de la scotophase ne s'extériorise complètement que 2 jours après le début de son intervention, les pourcentages de GL relevés le 12e jour ne correspondent qu'à la somme des productions de P.H$_s$ durant 10 jours, et la courbe doit être modifiée en conséquence.

La quantité maximale du P.H$_s$ est produite aux 11e-12e heures de scotophase ininterrompue mais la sécrétion présente une phase exponentielle de 9 à 10 h après le début de la scotophase (fig. 14) ; au-delà de 12 h de scotophase, la sécrétion du P.H$_s$ est saturante.

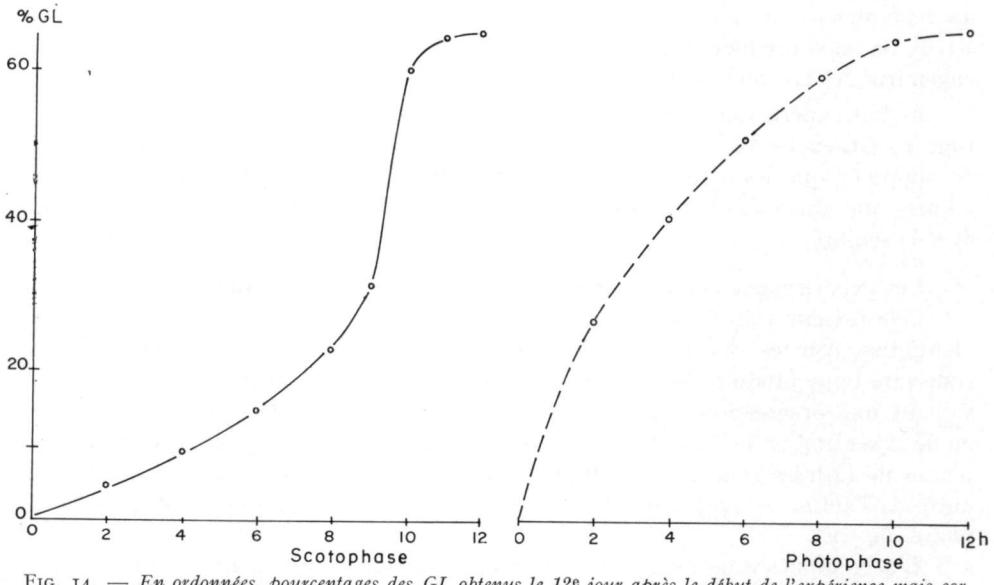



FIG. 14. — *En ordonnées, pourcentages des GL obtenus le 12e jour après le début de l'expérience mais correspondant en fait à 10 jours d'action des scotophases et photophases.*
*A gauche, courbe de production du P. H$_s$ chez des VA exposées à des scotophases de 2 à 12 h alternant avec des photophases de la même durée que celle des scotophases ; à droite, courbe de production de l'enzyme sous l'action de la photophase*

2° Contrairement à la courbe de production du précurseur, celle de l'enzyme au cours de la photophase, établie d'après les résultats indiqués par les figures 6, 7, 8 et d'autres combinaisons de diverses scotophases et photophases, se caractérise par une sécrétion intense au début de la photophase : cela permet notamment d'expliquer les chiffres obtenus dans les expériences B et K, C et J, D et I de la figure 8 ; ces productions d'enzymes s'additionnent, comme celles des P.H$_s$.

3° Les VA adultes soumises à une première scotophase d'une durée supérieure à 8 h 30 produisent relativement moins de GL qu'au cours des scotophases suivantes de la même durée ; c'est ainsi que des pucerons adultes depuis 2 jours, provenant de

la souche « scotopériode 8 h » produisent en moyenne 11 p. 100 de GL, 48 h après le début de la scotophase de 12 h (fig. 2C) ; des pucerons de la même origine, exposés à une scotophase de 12 h alternant avec une photophase de 12 h produisent en moyenne 18 p. 100 de GL par jour à partir du 3e jour et durant la phase exponentielle. L'Aphide fait donc preuve d'une certaine « latence » dans sa réaction à la première scotophase. Ce fait s'observe également pour les pucerons exposés à une première scotopériode de 12 h lorsqu'ils sont âgés de 4, 6 ou 8 jours, mais les pourcentages de GL sont un peu plus élevés (fig. 2C).

4° La figure 7 indique les courbes de production de GL relevées dans la descendance de pucerons élevés dès le deuxième jour après la dernière mue à diverses combinaisons : 12 h S-12 h P, 20 h S-4 h P, 6 h S-6 h P, 4 h S-4 h P et 2 h S-2 h P ; les trois derniers lots ont été soumis quotidiennement à un total de 12 h de scotophase, mais la naissance des premiers GL n'a été constatée que les 5e, 10e et 11e jours de reproduction : ce fait peut être expliqué de deux façons :

*a*) les productions de P.H$_s$ se sont accumulées en quantités insuffisantes durant les 2 premiers jours pour le lot 6 h S-6 h P, les 7 premiers jours pour le lot 4 h S-4 h P, ou les 8 premiers jours pour le lot 2 h S-2 h P, et, en conséquence, n'ont pu engendrer des GL qu'au-delà de ces délais.

*b*) Les expériences représentées à la figure 2 ont montré que le taux de production des GL exposés à 12 h S-12 h P augmentait avec l'âge de la mère, ce qui permet de supposer que les mères âgées sécrètent davantage de P.H$_s$ que lorsqu'elles sont jeunes, aux diverses scotophases, ou encore que leur sensibilité au P.H$_s$ progresse avec la sénilité.

Les expériences en cours permettront de préciser cette question.

Cela revient à dire que dans le cas d'exposition des pucerons à des scotophases identiques, courtes et répétées, alternant avec des photophases dont la durée est suffisante pour produire la quantité nécessaire d'enzyme, il se produit chaque jour, suivant une progression arithmétique, une augmentation de la production du P.H$_s$ ou de la sensibilité de l'organisme à cette sécrétion. Il en est de même pour les scotophases de 12 h ou voisines de 12 h mais il convient, dans ce cas, de tenir compte en outre de l'action retardée du P.H$_s$ au-delà de la 48e heure après le début de la scotophase (fig. 2C).

L'accumulation de l'enzyme doit se faire suivant le même processus que celui du P.H$_s$.

5° La production finale de l'hormone H$_s$ dépend des quantités relatives de P.H$_s$ et d'enzyme qui entrent en contact : elle sera conditionnée par la plus faible teneur des deux substances en présence (BONNEMAISON, 1970). La figure 15 indique les quantités théoriques de P.H$_s$ et d'enzyme d'après les courbes de la figure 14 pour diverses combinaisons de scotophases et de photophases totalisant 24 h ; les pourcentages de GL qui peuvent en être déduits correspondent d'une façon satisfaisante avec es pourcentages expérimentaux.

6° Les températures de 5 ou de 25° diminuent légèrement la production du P.H$_s$ (fig. 12I, 13W, 12E, J, N, 13T, X) par rapport à une température de 20°.

7° Les VA provenant d'une souche élevée sous une obscurité ou un éclairement permanents accumulent soit le P.H$_s$, soit l'enzyme ; si des pucerons adultes prove-

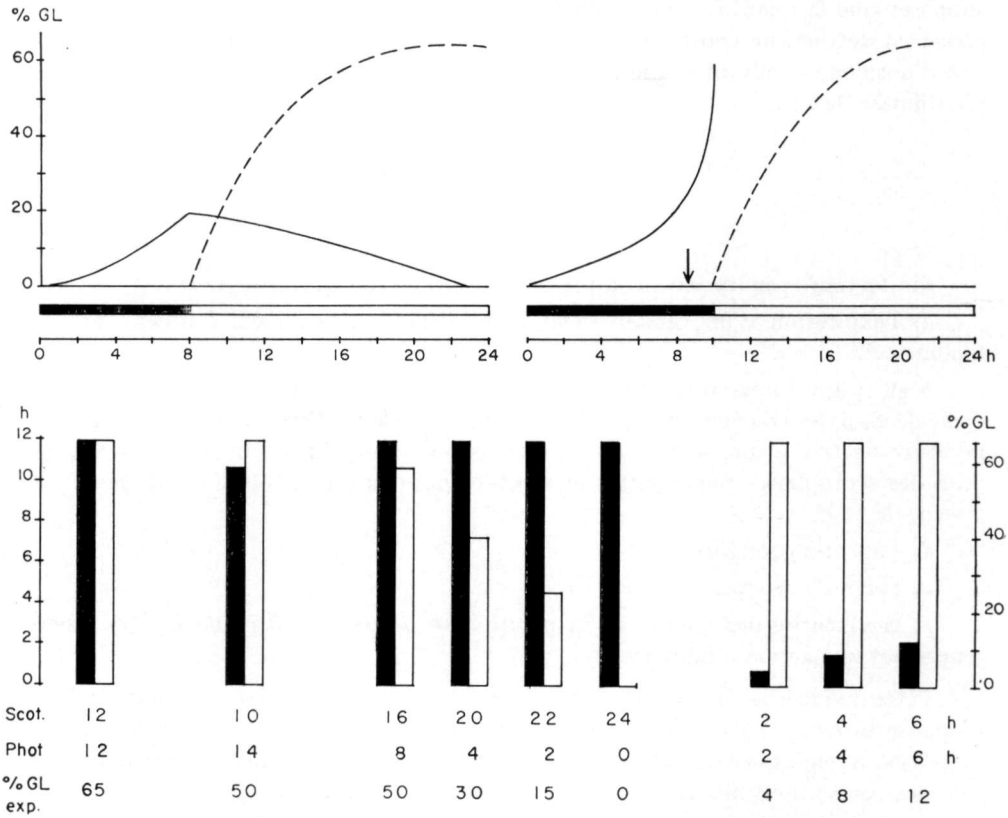



FIG. 15. — *En haut et à gauche, courbe de production du P. $H_s$ et de sa dégradation dans le cycle 8 h S-16 h P ; en haut et à droite, production du P. $H_s$ et de l'enzyme dans le cycle 10 h S-14 h P.*
*En bas, les colonnes noires et blanches indiquent respectivement les quantités de P. $H_s$ et d'enzyme produites suivant la durée des scotophases et des photophases* (voir fig. 14) *dans un cycle de 24 h ; les pourcentages globaux de GL obtenus au 12e jour de reproduction sont liés à la plus petite quantité du P. $H_s$ ou d'enzyme sécrétée durant les scotophases et les photophases indiquées sous les colonnes ; au-dessous, pourcentages de GL obtenus expérimentalement.*

nant de la souche « lumière permanente » sont exposés à une obscurité ininterrompue, ils devraient produire des GL, pendant une brève période ; un fait similaire devrait avoir lieu si des pucerons récoltés dans la souche « obscurité permanente » sont soumis à un éclairement continu. C'est effectivement ce qu'il a été observé dans l'expérience représentée figure 4 : les pucerons provenant de l'obscurité permanente ont engendré, du 1er au 8e jour de reproduction, quelques GL, (lot HO) et ceux récoltés dans la souche « lumière permanente » ont donné des GL, du 2e au 7e jour de ponte (lot IL,).

8° Alors que l'alternance de 2, 4, 6 ou 8 h de scotophase avec 2, 4, 6 et 8 h de photophase occasionne l'apparition de GL, l'alternance de 8 h de scotophase avec 16 h de photophase ne provoque jamais la naissance de GL, les géniteurs provenant des souches « scotopériode 8 h », obscurité permanente ou éclairement permanent. En revanche, la combinaison 9 h S-15 h P permet la production d'un pourcentage assez important de GL. Par ailleurs, la combinaison 12 h S-24 h P donne une progression quotidienne de GL, aussi élevée que 12 h S-12 h P. On est donc conduit à

supposer que la quantité relativement faible de $P.H_s$ produite à la 8e heure de scotophase est détruite au cours de 16 h de photophase (fig. 15), mais que la forte quantité d'hormone résultant d'une scotophase de 12 h est faiblement altérée par une photophase de 24 h.

## CONCLUSIONS

Six facteurs conditionnent la production des GL de *D. plantaginea* :

*a*) l'expiration d'un certain délai après l'éclosion des œufs d'hiver (facteur fondatrice).

*b* et *c*) les durées respectives de la scotophase et de la photophase ; dans un cycle de 24 h, les GL ne sont engendrées que lorsque leur mère est exposée, à la température de 20°, à une scotophase ininterrompue d'une durée supérieure à 8 h 30 ou à des scotophases plus courtes et répétées dont la durée totale quotidienne est voisine de 12 h.

*d*) l'âge des géniteurs.

*e*) l'effet de groupe.

*f*) la maturité des feuilles de la plante-hôte *Plantago lanceolata* L. ; les tissus jeunes ont une action inhibitrice.

Cette hypothèse permet d'expliquer les résultats d'expériences relatives à la diapause provoquée par la photopériode, mentionnés par plusieurs chercheurs.

Il est à remarquer que le mécanisme décrit ci-dessus présente certaines analogies avec les conceptions modernes de la physiologie cellulaire.

*Reçu pour publication en juin 1970.*

## SUMMARY

ACTION OF PHOTOPERIOD ON *DYSAPHIS PLANTAGINEA* PASS.
WINGED GYNOPARE PRODUCTION

Aphides have been fed with cut leaves of *Plantago lanceolata* harvested in the open and reared in group under different conditions of scotophases and photophases.

The « critical threshold » duration of scotoperiod is 8 h 30 ; and the optimal conditions are 11-12 h of scotophase alternating with 11-12 h of photophase ; nevertheless a small proportion of G. L. can be obtained by alternating scotophase of 2, 4, 6 h.... with photophase of 2, 4, 6 h.

The action of a circadian rhythm have could not be revealed. An hypothesis is formuled that production of G. L. is connected with the combined action of photophase and scotophase ; during scotophase, an endocrine gland discharges a precursor : P. Hs of an hormone which is transformed in an active hormone by action of an enzyme produced during photophase ; curves of precursor and enzyme productions are different. Proportions of G. L. obtained, result from respective quantities of P. Hs and enzyme.

Fondatrix factor, begetter age (G. L. production increasing with the age of the mother), crowding effect, leave maturity of the host-plant (young tissues have an inhibitory effect) also interfere.

This hypothesis allows to explain the most of diapauses connected with photoperiod action.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ADKISSON P. L., 1963. Time measurement in the photoperiodic induction of diapause in the pink bollworm. *Progr. Rep. Tex. agric. Exp. Sta.*, 2 274, 4 pp.

ADKISSON P. L., 1964. Action of photoperiod in controlling insect diapause. *Amer. Naturalist*, **98**, 357-374.

ADKISSON P. L., 1966. Internal clocks and insect diapause. *Science*, **154**, 234-241.

ANKERSMIT G. W., 1968. The photoperiod as a control agent against *Adoxophyes reticulana* (*Lepidoptera, Tortricidae*). *Entomol. exper. appl.*, **11**, 213-240.

BARKER R. J., 1963. Inhibition of diapause in *Pieris rapae* L. by supplementary photophases. *Experientia*, **19**, 185.

BARKER R. J., COHEN C. F., 1965. Light-dark cycles and diapause induction in *Pieris rapae* L. *Entomol. exper. appl.*, **8**, 27-32.

BECK S. D., 1962. Photoperiodic induction of diapause in an insect. *Biol. Bull.*, **133**, 1-12.

BECK S. D., 1964. Time-measurement in insect photoperiodism. *Amer. Naturalist*, **98**, 329-346.

BECK S. D., ALEXANDER N., 1964. Proctodone as insect developmental hormone. *Biol. Bull.*, **126**, 185-198.

BECK S. D., 1965. Photoperiodic control of a physiological rhythm. *Biol. Bull.*, **120**, 177-188.

BECK S. D., 1968. *Insect photoperiodism.* New York, Academic Press, **1** *Vol.*, 288 pp.

BECK S. D., COLVIN I. B., SWINTON D. E., 1965. Photoperiodic control of a physiological rhythm. *Biol. Bull.*, **128**, 177-188.

BONNEMAISON L., 1948. Note sur les facteurs conditionnant l'apparition des formes sexuées chez les *Aphididae*. *C. R. Acad. Sci.*, **226**, 2093-2094.

BONNEMAISON L., 1949. Suppression des sexupares ailés et spanandrie chez *Brevicoryne brassicae* L. (*Hem. Aphididae*). *C. R. Acad. Sci.*, **228**, 209-210.

BONNEMAISON L., 1949. Sur l'existence d'un facteur inhibant l'apparition des formes sexuées chez les *Aphididae*. *C. R. Acad. Sci.*, **229**, 386-388.

BONNEMAISON L., 1950 *a*. Influence de l'alimentation et de la lumière sur la reproduction sexuée de *Myzus persicae*. *C. R. Acad. Sci.*, **230**, 136-137.

BONNEMAISON L., 1950 *b*. Détermination épigamique du sexe chez les *Aphidinae*. *C. R. Acad. Sci.*, **230**, 411-413.

BONNEMAISON L., 1951 *a*. Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les *Aphidinae*. *Ann. I. N. R. A., série Épiphyties*, **2**, 1-380.

BONNEMAISON L., 1951 *b*. Déterminisme de l'apparition des formes sexuées chez les *Aphidinae*. *Bull. Soc. Hist. nat.* Toulouse, **86**, 108-112.

BONNEMAISON L., 1956 *b*. Déterminisme de l'apparition des formes sexuées ches les *Aphidinae* et des formes hivernales chez les *Psyllidae* (Homoptères). *Tenth. internation. Congr. Entomology, Canada*, **2**, 278-280.

BONNEMAISON L., 1956 *c*. Déterminisme de l'apparition des larves estivales de *Periphyllus* (*Aphidinae*). *C. R. Acad. Sci.*, **243**, 1166-1168.

BONNEMAISON L., 1958. Facteurs d'apparition des formes sexupares ou sexuées chez le Puceron cendré du Pommier (*Sappaphis plantaginea* Pass.). *Ann. I. N. R. A., série Épiphyties*, **9**, 329-353.

BONNEMAISON L., 1959. Le Puceron cendré du Pommier (*Dysaphis plantaginea* PASS.). Morphologie et Biologie. Méthodes de lutte. *Ann. I. N. R. A., série Épiphyties*, **10**, 257-320.

BONNEMAISON L., 1964 *a*. Déterminisme de la production des formes sexupares ou sexuées chez les Aphides. *12e Congr. internation. Entomol.*, Londres, 176-177.

BONNEMAISON L., 1964 *b*. Action combinée de la photopériode et de l'effet de groupe sur l'apparition des sexupares ailés de *Dysaphis plantaginea* PASS. (Homoptères, *Aphididae*). *C. R. Acad. Sci.*, **259**, 1663-1665.

BONNEMAISON L., 1964 *c*. Action inhibitrice d'une longue photopériode et d'une température élevée sur l'apparition des sexupares ailés de *Dysaphis plantaginea* PASS. (Homoptères, *Aphididae*). *C. R. Acad. Sci.*, **259**, 1768-1770.

BONNEMAISON L., 1965 *a*. Facteurs conditionnant l'apparition des mâles chez l'Aphide *Dysaphis plantaginea* PASS. (*Aphididae.*) *C. R. Acad. Sci.*, **260**, 318-319.

BONNEMAISON L., 1965 *b*. Action d'une photopériode de durée croissante ou décroissante sur l'apparition des formes sexuées de *Dysaphis plantaginea* PASS. (Homoptères, *Aphididae.*) *C. R. Acad. Sci.*, **260**, 5138-5140.

BONNEMAISON L., 1965 *c*. Recherches sur la détermination de la production des sexupares ailés et des mâles de *Dysaphis plantaginea* PASS. (Homoptères, *Aphididae.*). *Ann. Soc. entomol. Fr., N. S.*, **1**, 659-688.

BONNEMAISON L., 1965 *d*. Action de photopériodes d'une durée progressivement croissante ou décroissante sur l'apparition des formes sexuées de *Dysaphis plantaginea* PASS. (Homoptères, *Aphididae*.). *Bull. Soc. entomol. Fr.*, **70**, 167-189.

BONNEMAISON L., 1966 *a*. Action de l'alternance de scotophases et de photophases dans un cycle de 24 h sur la production des sexupares de *Dysaphis plantaginea* PASS. (*Aphididae*). *C. R. Acad. Sci.*, **262**, 2498-2501.

BONNEMAISON L., 1966 *b*. Action de l'alternance de scotophases de 12 h et de longues photophases sur la production des sexupares de *Dysaphis plantaginea* PASS. (Homoptères, *Aphididae*). *C. R. Acad. Sci.*, **262**, 2609-2611.

BONNEMAISON L., 1966 *c*. Combinaison de photophases et de scotophases avec des températures élevées ou basses sur la production des sexupares de *Dysaphis plantaginea* PASS. (Homoptères, *Aphididae*). *C. R. Acad. Sci.*, **263**, 177-179.

BONNEMAISON L., 1967 *a*. Action de scotophases de diverses durées dans des rythmes circadiens, ultra et infra-circadiens, sur la production des gynopares ailés de *Dysaphis plantaginea* PASS. (Homoptères, *Aphididae*). *C. R. Acad. Sci., Sér. D*, **264**, 2662-2663.

BONNEMAISON L., 1967 *b*. L'effet de groupe chez les Aphides. L'effet de groupe chez les animaux. *Colloque n° 173 du C. N. R. S.*, 213-234.

BONNEMAISON L., 1968. Mode d'action de la scotophase et de la photophase sur la production des gynopares ailés de *Dysaphis plantaginea* PASS. (Homoptères, *Aphididae*). *C. R. Acad. Sci., Sér. D.*, **267**, 218-220.

BONNEMAISON L., 1970. Effets de la scotophase et de la photophase sur la production des gynopares ailés de *Dysaphis plantaginea* PASS. (Homoptère, *Aphididae*). *C. R. Acad. Sci.*, série D, **270**, 2822-2831.

BONNEMAISON L., MISSONNIER J., 1955. Influence du photopériodisme sur le déterminisme des formes estivales ou hivernales et de la diapause chez *Psylla pyri* L. (Homoptères). *C. R. Acad. Sci.*, **240**, 1277-79.

BONNEMAISON L., MISSONNIER J., 1956 *a*. Recherches sur le déterminisme des formes estivales et de la diapause chez le Psylle du Poirier (*Psylla pyri* L.). *Ann. I. N. R. A.*, série *Épiphyties*, **7**, 427-528.

BOULAY G., 1967. Contribution à l'étude des phénomènes photopériodiques chez *Megoura viciae* (Hom. *Aphididae*). *Ann. Soc. entomol., Fr., N. S.*, **3**, 845-858.

BRUCE V. G., PITTENDRIGH C. S., 1957. Endogenous rhythms in insects and microorganisms. *Amer. Naturalist*, **91**, 179-195.

BRUCE V. G., MINIS D. H., 1969. Circadian clock action spectrum in a photoperiodic moth (*Pectinophora gossypiella*). *Science*, **163**, 583-585.

BUNNING E., 1936. Die endonome Tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion. *Ber. dtsch. Bot. Gesellsch.*, **54**, 590-607.

BUNNING E., JOERRENS G., 1959. Versuche zur photoperiodischen Diapauseinduktion bei *Pieris brassicae* L. *Naturwissenschaften*, **46**, 518-519.

BUNNING E., 1964. *The physiological clocks*, 1 vol., 145 pp., Springer Verlag, Berlin.

DANILEVSKY A. S., GLINYANAYA E. I., 1949. The effect of the relation between the dark and light periods of the day on insect development. *Rep. Acad. Sci. U. S .S .R*, **68**, 785-788.

DANILEVSKY A. S., 1965. *Photoperiodism and seasonal development of Insects*, 1 vol., 283 pp.

DANILEVSKY A. S., 1968. Endogenous rhythms and the problem of photoperiodism in insects. *Vest. Leningrad, Univ. ser. Biol.*, **9**, 39-45.

DANILEVSKY A. S., GORYSHIN N. I., TYSHCHENKO V. P., 1970. Biological rhythms in terrestrial Arthropods. *Annu. Rev. Entomol.*, **15**, 201-244.

DAVIDSON J., 1929. On the occurrence of the parthenogenetic and sexual forms in *Aphis rumicis* L. with special reference to the influence of environmental factors. *Ann. appl. Biol.*, **16**, 104-134.

DEHN M. von, 1963. Hemmung der Flügelbildung durch Farnesol bei der schwarzen Bohnenlaus *Doralis fabae* SCOP. *Naturwissenschaften*, **50**, 578-579.

DEHN M. von, 1967. Ueber den photoperiodismus Heterogoner Aphiden. Zur Frage der direkten oder indirekten Wirkung der Tageslänge. *J. Insect. Physiol.*, **13**, 595-612.

DICKSON R. C., 1949. Factors governing the induction of diapause in the Oriental Fruit Moth. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **42**, 511-537.

GEYSPITZ K. F., 1953. Reactions of monovoltine butterflies to prolongation of day lenght. *Entomol. Obozrenie*, **33**, 17-31.

GEYSPITZ K. F., 1957. The mechanism of acceptance of light stimuli in the photoperiodic reaction of *Lepidoptera* larvae. *Zool. Zh.*, **36**, 548-560.

GORYSHIN N. I., 1955. The relation between light and temperature factors in the photoperiodic reaction in insects. *Entomol. Obozrenie*, **34**, 9-14.

GORYSHIN N. I., 1963. Light-dark periodicity and the photoperiodic reaction in insects. *Entomol. Rev.*, **42**, 10-13.

GORYSHIN N. I., 1964. The influence of diurnal light and temperature rhythms on diapause in *Lepidoptera*. *Entomol. Rev.*, **43**, 43-46.

GORYSHIN N. I., TYSHCHENKO V. P., 1968. Physiological mechanism of photoperiodic reaction and the problem of endogenous rhythms. « Adaptations photopériodiques chez les Insectes et les Acariens », *Leningrad Univ.*, 192-269.

HARKER J. E., 1958. Diurnal rhythms in the animal kingdom. *Biol. Rev.*, **33**, 1-52.

HARKER J. E., 1961. Diurnal rhythms. *Annu. Rev. Entomol.*, **6**, 131-146.

HARKER J. E., 1965. The effect of photoperiodic on the developmental rate of *Drosophila* pupae. *J. exper. Biol.*, **43**, 411-423.

HILLE-RIS-LAMBERS D., 1966. Polymorphism in *Aphididae*. *Annu. Rev. Entomol.*, **11**, 47-478.

HINTON H. E., 1957. Some aspects of diapause. *Sci. Progr.*, **178**, 307-320.

KENTEN J., 1955. The effect of photoperiod and temperature on reproduction in *Acyrthosiphum pisum* HARRIS and the forms produced. *Bull. entomol. Res.*, **46**, 599-624.

LEES A. D., 1950. Environmental factors controlling the evocation and termination of diapause in the fruit tree red spider mite *Metatetranychus ulmi* KOCH. *Ann. appl. Biol.*, **40**, 449-486.

LEES A. D., 1953. The significance of the light and dark phases in the photoperiodic control of diapause in *Metatetranychus ulmi* KOCH. *Ann. appl. Biol.*, **40**, 487-497.

LEES A. D., 1955. *The physiology of diapause in Arthropods*. 1 vol., 151 pp., Cambridge Univ. Press London.

LEES A. D., 1959. The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the Aphid *Megoura viciae* BUCK. I. The influence of these factors on apterous virginoparae and their progeny. *J. Insect. Physiol.*, **3**, 92-117.

LEES A. D., 1960. Some aspects of animal photoperiodism. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.*, **25**, 261-268.

LEES A. D., 1961. Aphid clocks. *New Scientist.*, **24**, 148-150.

LEES A. D., 1963. The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the Aphid *Megoura viciae* BUCK. III. Further properties of maternal switching mechanism in apterous aphids. *J. Insect Physiol.*, **9**, 153-164.

LEES A. D., 1965. Is there a circadian component in the *Megoura* photoperiodic clock? in : *Circadian Clocks* (J. Aschoff, ed.), 351-356, Amsterdam.

LEES A. D., 1966 *a*. Photoperiodic timing mechanism in insects. *Nature*, **210**, 986-989.

LEES A. D., 1966 *b*. The control of polymorphism in Aphids. *Advan. Insect Physiol.*, **3**, 207-277.

LEES A. D., 1967 *a*. Direct and indirect effects of day lenght on the Aphid *Megoura viciae* BUCK, *J. Insect Physiol.*, **13**, 1781-1785.

LEES A. D., 1967 *b*. The diversity of biological clocks in insects, in : Beament (J. W. L.) and Treherne (J. E.) : *Insects and Physiology*, 89-99.

MACGILLIVRAY M. E., ANDERSON G. B., 1964. The effect of photoperiod and temperature on the production of gamic and agamic forms in *Macrosiphum euphorbiae* THOMAS. *Canad. J. Zool.*, **24**, 491-510

MARCOVITCH S., 1924. The migration of the *Aphididae* and the appearance of the forms as affected by the relative length of daily light exposure. *J. Agric. Res.*, **27**, 513-522.

MINIS D. H., PITTENDRICH C. S., 1968. Circadian oscillation controlling hatching : its ontogeny during embryogenesis of a moth (*Pectinophora gossypiella*). *Science*, **159**, 534-536.

MORDWILKO A., 1907. Beiträge zur biologie der pflanzenläuse, *Aphididae Passerini*. *Biol. Centralblatt.*, **27**, 561-575.

MORDWILKO A., 1935. Die Blattlause mit unvollständigem Generationszyklus und ihre Entstehung. *Ergeb. Fortschr. Zool.*, **8**, 36-328.

MULLER H. J. von, 1960. Die Bedeutung der Photoperiode im Lebenslauf der Insekten. *Z. Angew. Entomol.*, **47**, 7-23.

PITTENDRIGH C. S., 1966. The circadian oscillation in *Drosophila pseudo-obscura* pupae, a model for the photoperiodic clock. *Z. Pflanzenphysiol.*, **54**, 275-307.

PITTENDRIGH C. S., BRUCE V. G., 1957. An oscillator model for biological clocks in : *Rhythmic and synthesis Processes in Growth*, 75-109, Princeton Univ. Press, New Jersey.

PITTENDRIGH C. S., BRUCE V. G., 1959. Daily rhythms as coupled oscillator systems and their relation to thermo-and photoperiodism in : *Photoperiodism and related Phenomena in Plants and Animals*, 475-505. *Amer. Ass. Advan. Sci. Publ.*, Washington DC.

PITTENDRIGH C. S., MINIS D. H., 1964. The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiodic clocks. *Amer. Naturalist.*, **98**, 261-294.

SCHRODER D., 1957. Ueber die gewebsatmung des Kartoffelkäfers *Leptinotarsa decemlineata* SAY in der Winterruhe und Wackzustand. *J. Insect Physiol.*, **1**, 131-142.

SETHI S. L., SWENSON K. G., 1967. Formation of sexuparae in the aphid *Eriosoma pyricola*, on pear roots. *Entomologia exper. appl.*, **10**, 97-102.

SHULL A. F., 1930. Control of gamic and parthenogenetic reproduction in winged aphids by temperature and light. *Z. induk Abstamm. Vererbungslehre*, **55**, 108-126.

SIMONNET H., 1964. Rythmes et cycles biologiques chez les organismes animaux. *Biol. med.*, **53**, 266-330.

TYSHCHENKO V. P., 1966. Two oscillatory model of the physiological mechanism of insect photoperiodic reaction. *Zhur. Obshch. Biol.*, **27**, 209-222.

TYSHCHENKO V. P., 1967. The analysis of mechanism of the photoperiodic induction of diapause in caterpillars of the *Dendrolimus pini* L. (*Lepidoptera, Lasiocampidae*) on the basis of electrophysiological study of the nervous system. *Entomol., Obozr.*, **46**, 551-568.

WADLEY F. M., 1931. Ecology of *Toxoptera graminum* especially as to factors affecting importance in the Northern united states. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **24**, 325-395.

WAY M. J., HOPKINS B. A., SMITH P. M., 1949. Photoperiodism and diapause in Insects. *Nature*, **164**, 615.

WAY M. J., HOPKINS B. A., 1950. The influence of photoperiod and temperature on the induction of diapause in *Diaratoxia oleracea* L. *J. exper. Biol.*, **27**, 365-376.

WIGGLESWORTH V. B., 1934. The physiology of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (*Hemiptera*). II. Factors controlling moulting and « metamorphosis ». *Quart. J. Microscop. Sci.*, **77**, 191-222.

WILDE J. de, 1962 *a*. Photoperiodism in insects and mites. *Annu. Rev., Entomol.*, **7**, 1-26.

WILDE J. de, 1962 *b*. Analysis of the diapause syndrome in the Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata* SAY) : Behaviour and reproduction. *Acta Physiol. Pharmacol. Neerl.*, **11**, 525.

WILDE J. de, BONGA H., 1958. Observations on threshold intensity and sensitivity to different wave lenghts of photoperiodic responses in the Colorado Beetle (*Leptinotarsa decemlineata* SAY). *Entomol exper. appl.*, **1**, 301-307.

WILDE J. de, DUINTJER C. S., MOOK L., 1959. Physiology of diapause in the adult Colorado Beetle (*Leptinotarsa decemlineata* SAY). I. The photoperiod as a controlling factor. *J. Insect. Physiol.*, **3**, 75-85.

WILSON F., 1938. Some experiments on the influence of environment upon the forms of *Aphis chloris* KOCH. *Trans. roy. Entomol. Soc. London*, **87**, 165-180.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 555-577.

# INCIDENCE DES POPULATIONS DE *CNEPHASIA PUMICANA* ZELL., (LEP. *TORTRICIDAE*) SUR LES RENDEMENTS DES CULTURES D'ORGE

J.-P. CHAMBON
avec la collaboration technique de G. GENESTIER

*Station centrale de Zoologie,*
*Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

Après un bref rappel du cycle évolutif de *Cnephasia pumicana* montrant l'impossibilité de prévoir l'importance des infestations sur les nouvelles cultures, l'auteur expose une méthode d'estimation des populations de larves mineuses.

Il est précisé la date, la technique et les résultats du dénombrement des larves.

Ensuite les principaux types de symptômes et de dégâts dus à la présence du ravageur sont décrits. L'action du ravageur sur les rendements est montrée ainsi que les rapports existant entre les pertes de récolte et différentes densités de population de chenilles au champ.

Par ailleurs, des remarques sont faites sur l'action secondaire des traitements à l'oléoparathion, qui accentue les écarts de rendements entre les parcelles traitées et les parcelles témoins.

## INTRODUCTION

La pullulation récente de *Cnephasia pumicana* Lépidoptère *Tortricidae* dont les dégâts provoquent des pertes sensibles de récoltes céréalières, dans un secteur intéressant actuellement le nord du Loiret, l'est de l'Eure-et-Loir, le sud-ouest de la Seine-et-Marne et le sud de l'Essone, nous a conduit à mettre au point une méthode de lutte chimique et à diffuser des avertissements agricoles. Il convient cependant de s'assurer de la présence du ravageur, et d'estimer sa densité de population dans un champ considéré pour apprécier l'opportunité du traitement sur le plan économique et éviter ainsi l'utilisation excessive et inutile de pesticides.

Les méthodes de contrôle visant à réunir les éléments permettant d'établir la nécessité d'un traitement sont très importantes. Elles supposent évidemment en premier lieu la connaissance de la biologie des ravageurs et de leurs dégâts.

Rappelons d'abord brièvement le cycle évolutif du ravageur. L'espèce est très polyphage ; les larves se développent sur céréales et autres cultures comme le Lin et la Luzerne en avril-mai. La nymphose a lieu en place courant juin. Les adultes, de mœurs crépusculaires et nocturnes apparaissent en juillet. Ils gagnent les bois, taillis, haies bordant les champs, pour pondre sur les écorces des arbres.

Les œufs éclosent dans le courant du mois d'août, puis les jeunes larves errent un temps assez court avant de s'introduire sous l'écorce à la faveur des crevasses et anfractuosités de cette dernière. Une fois abritées, elles tissent chacune un « hibernaculum » de soie à l'intérieur duquel elles restent en diapause jusqu'en février (fig. 1).

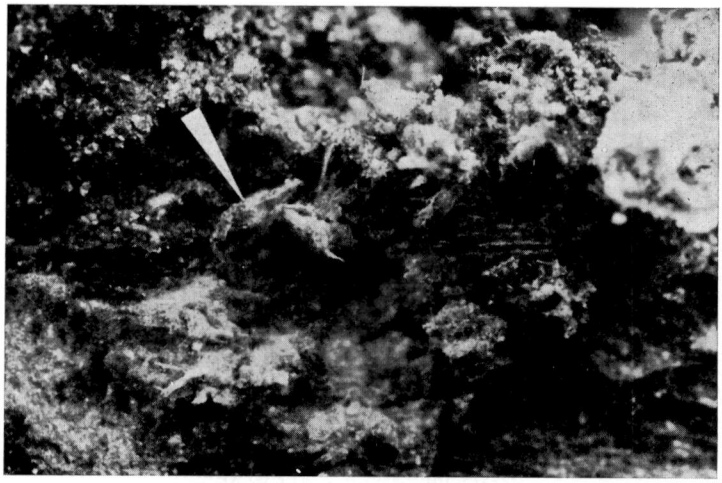


FIG. 1. — *Larve au premier stade* ($L_1$) *de* C. pumicana *dans son « hibernaculum » dégagé de dessous l'écorce*

C'est à partir de ces refuges que l'invasion des champs aura lieu au printemps suivant, quand la température sera suffisamment élevée pour permettre la reprise d'activité des larves. A ce moment elles présentent un comportement particulier qui assure leur dispersion par le vent. Les jeunes chenilles émettent un fil de soie au bout duquel elles se laissent pendre, l'autre extrémité du fil étant fixée aux branches (fig. 2).

A aucun moment il n'est donc possible de préjuger de l'importance de la population qui envahira une culture. Celle-ci dépendra de la force, de la direction du vent, et du nombre de chenilles constituant l' « inoculum ». Ce dernier élément est difficilement évaluable, car les chenilles sont abritées sous les écorces. L'importance du vol des adultes en juillet peut donner une idée de la ponte qui pourra être déposée, sans qu'on puisse en tirer des indications valables pour prévoir l'importance de l'infestation des cultures de l'année suivante.

Il était donc utile de mettre au point une méthode d'estimation de population au champ, de préciser la date à laquelle elle doit être réalisée, les stades de l'insecte auxquels s'opèrent les comptages et enfin d'établir une relation entre les pertes de récoltes constatées et la densité de population de larves obtenue au cours de l'estimation.

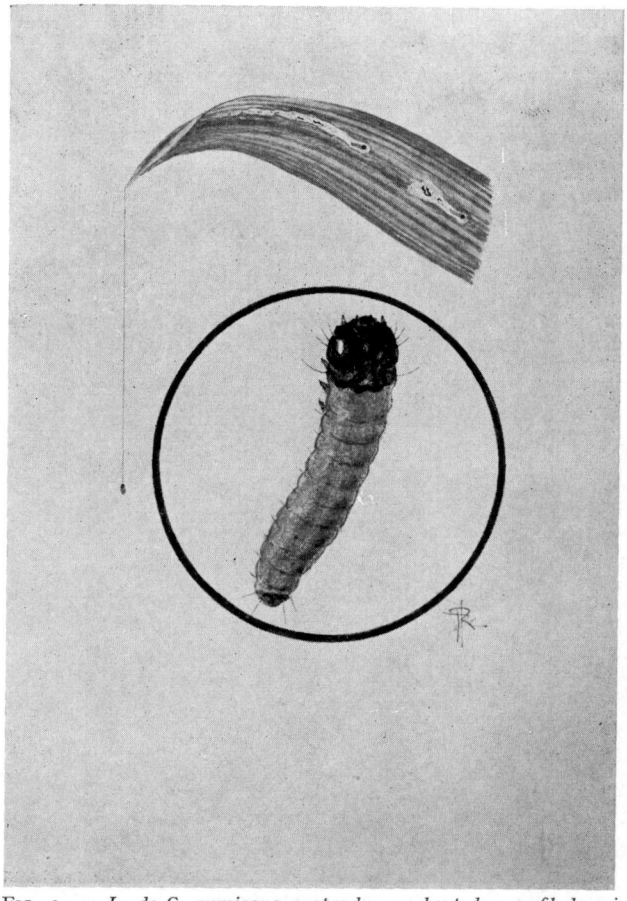


FIG. 2. — $L_1$ *de* C. pumicana *suspendue au bout de son fil de soie et mineuses de feuille d'orge*

### *Principaux types de dégâts*

Les dégâts constatés dans les cultures sont dus à la présence des chenilles de *Cnephasia pumicana*. Au cours de leur développement les larves se manifestent par trois sortes de comportement.

Pendant toute la période de reprise d'activité des larves, au cours de laquelle elles arrivent sur la culture, elles se comportent en mineuses de feuilles et sont très peu mobiles (fig. 3). C'est durant cette étape de sa vie qu'on pourra intervenir efficacement contre ce ravageur. Arrivées au troisième stade, les chenilles quittent les mines, gagnent les feuilles supérieures des plantes où elles se comportent en tordeuses, pinçant les feuilles qui présentent alors des symptômes caractéristiques (fig. 4, 5).

Au cinquième stade, les larves sont en présence de plantes au moment de la montaison (mai, juin). Elles quittent alors les feuilles enroulées, montent au sommet des plantes et s'introduisent dans le fourreau de l'épi. C'est là qu'elles vont commettre leurs dégâts les plus importants, ayant des conséquences économiques.

Au moment de la moisson ces dégâts peuvent être classés en quatre catégories.

*Les épis coupés* (épis blancs du mois de juin). — La chenille, dans la gaine de l'épi, consomme une partie de la feuille et une partie de la tige qu'elle finit souvent par sectionner. Ce dégât se traduit par l'apparition en juin d'épis dressés, blancs, complètement desséchés. Ces épis tombent avant la moisson et sont totalement perdus (fig. 6, 7).

FIG. 3. — *Jeune mine de* C. pumicana *dans une feuille d'orge vue de la face supérieure*

FIG. 4. — *Symptôme n° 2 pincements des feuilles*

*Les épis mal nourris.* — Au cours de la montaison, la larve consomme une partie seulement de la tige sans la sectionner. Dans ce cas l'épi végète et à la récolte on constate la présence de grains atrophiés « orgette » dus à une mauvaise alimentation de l'épi par interruption du courant de sève.

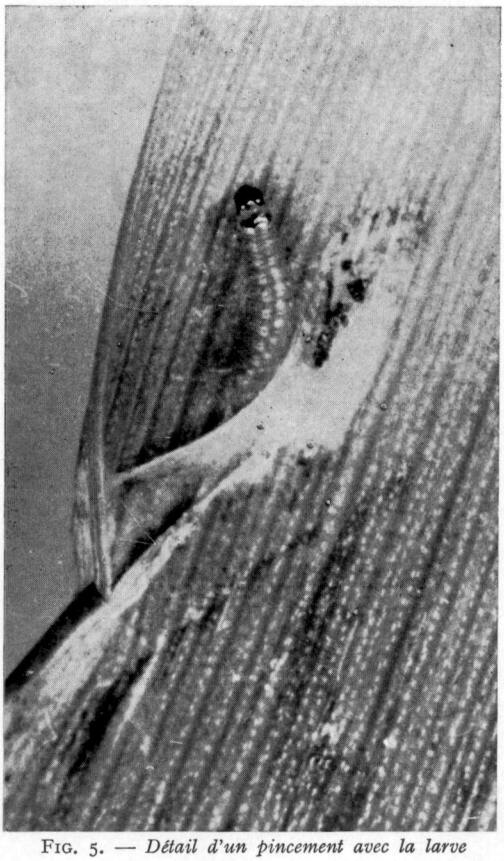


FIG. 5. — *Détail d'un pincement avec la larve*

*Les épis mutilés.* — Au cours de la montaison la larve peut consommer un certain nombre d'épillets, sans attaquer la tige. Les grains restants sont normaux mais leur nombre peut n'être que la moitié du nombre normal de grains d'un épi (fig. 8).
*Les épis dont seule la gaine est endommagée.* — Dans ce cas la chenille, au cours de son évolution, a respecté la tige et les grains, ne consommant que le parenchyme foliaire de la gaine. Les dégâts sont spectaculaires mais n'entraînent pas de baisse de rendement notable, l'épi étant entier et constitué de grains normaux.

Dans tous les cas les dégâts sont dus à la prise de nourriture des larves. Nous avons cependant constaté de façon fréquente la présence de certains champignons (fumagine) qui se développent à la faveur des plaies occasionnées à la plante et des déjections émises par les chenilles, sans que nous ayons pu chiffrer leur action sur les rendements.

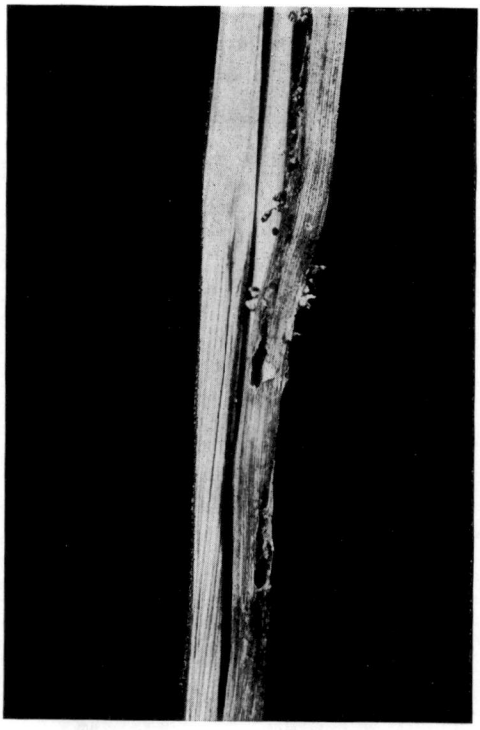


FIG. 6. — *Dégâts sur une tige de blé*

FIG. 7. — *Dégâts sur épis d'orge, qui sont coupés et chuteront avant la moisson*

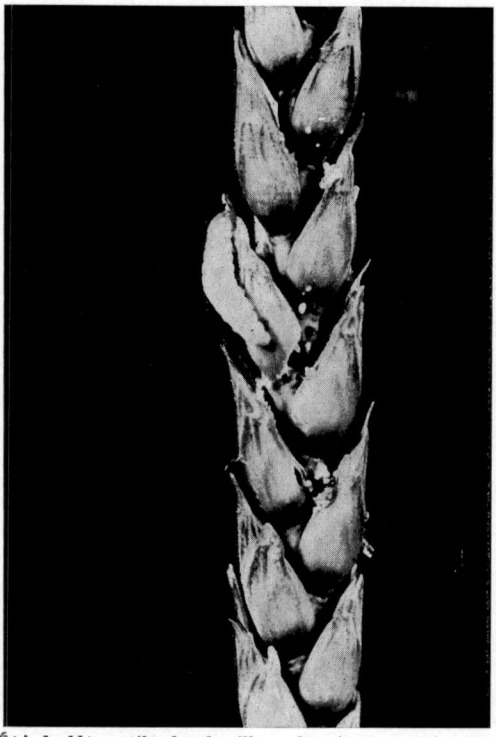


FIG. 8. — *Épi de blé mutilé, la chenille a détruit un certain nombre de grains*

## I. — ESTIMATION DES POPULATIONS DE LARVES MINEUSES DE « C. PUMICANA » ZELL.

### *Date de l'estimation : stades concernés*

L'allure du graphique de sortie, établi par piégeage des larves au cours de leur dispersion passive par le vent dans les conditions naturelles (fig. 9) (CHAMBON 1969) montre que le phénomène d'envahissement des cultures, lié à la durée de la période de reprise d'activité du ravageur, se poursuit environ deux mois (du 15 mars au 15 mai en 1967 et 1968). Le graphique indique chaque année un pic de sortie des chenilles, suivi d'une chute rapide du nombre des captures. Deux semaines après le pic, les sorties sont presque nulles, indiquant ainsi que la quasi-totalité de la population des larves est arrivée sur les cultures. C'est à cette date qu'il convient d'estimer la population du ravageur au champ. Précisons que durant toute la période de reprise d'activité les larves vivent en mineuses dans le parenchyme des feuilles et ne se déplacent pas, de telle sorte qu'au moment des comptages nous serons en présence des premières arrivées, alors au deuxième et troisième stade, et des dernières encore au premier stade (fig. 3).

Par ailleurs, il est intéressant de noter que l'estimation de la population est effectuée à une période où l'insecte n'a encore commis aucun dégât notable à la culture.

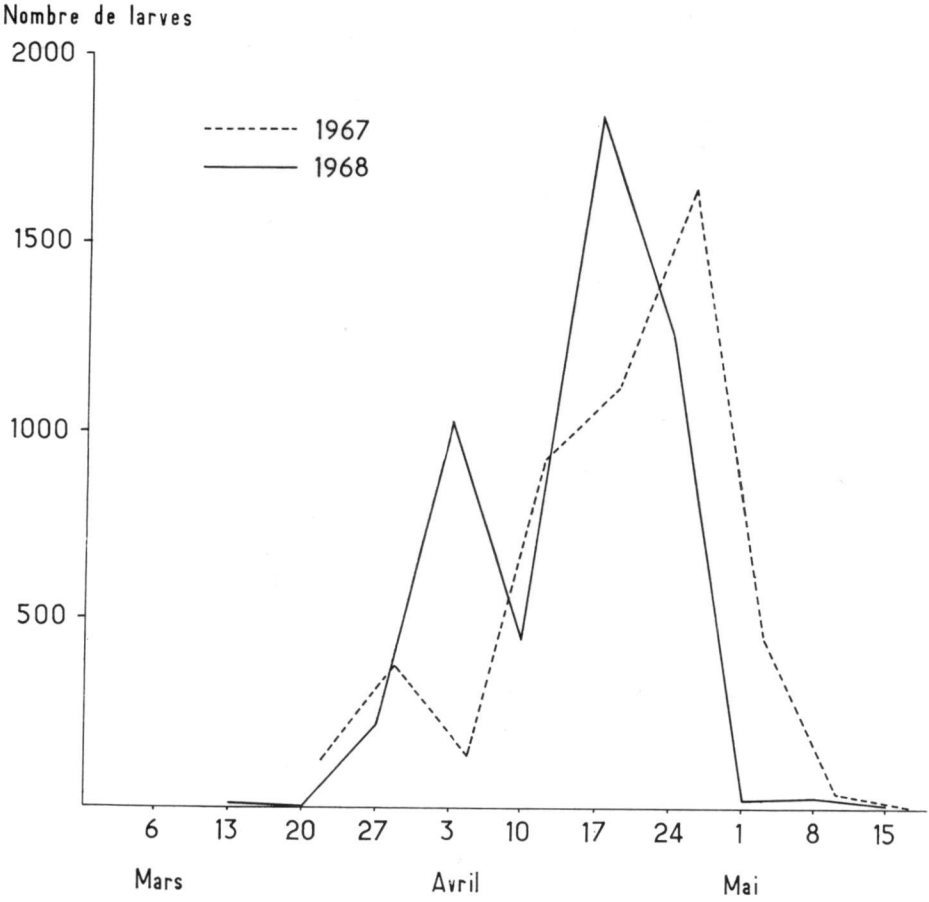



FIG. 9. — *Graphique représentant le nombre de larves capturées, chaque semaine, par piégeage au cours de leur dispersion par le vent en 1967 et 1968*

*Méthode d'estimation de la population : résultats*

Le travail a été effectué dans des cultures d'orge de variété *Ingrid*. Il est indispensable de connaître cette précision pour savoir, par exemple, que la densité de semis est de 127 kg/ha, que le poids de 1 000 grains est de 42 grammes, que le résidu à la levée, lié au pourcentage de la faculté germinative, à la destruction par les divers ravageurs, est estimé à 20 p. 100.

Avec ces chiffres on peut calculer le poids de grains semés au mètre carré, soit environ 13,5 grammes qui correspondent à 314 grains. Le résidu à la levée étant de 20 p. 100 on a une perte de 63 grains laissant 250 pieds d'orge au mètre carré (50 pieds correspondant à 1/5 m²).

La méthode d'estimation de la population de *Cnephasia* consiste à compter le nombre de mines présentes et habitées sur un nombre de pieds correspondant à une surface déterminée de façon à pouvoir déduire la population au mètre carré.

Pour effectuer correctement le dénombrement il est indispensable de prélever la

totalité du pied à examiner, car souvent les mines sont situées sur les premières feuilles de la plante et sont peu visibles au cours d'un examen superficiel.

Les pieds seront prélevés en ayant soin de les prendre au hasard sur toute la surface du champ, car dans la plupart des cas l'infestation n'est pas homogène. Le mode de dispersion des larves par le vent fait que les zones voisines du foyer sont plus fortement infestées que les zones les plus éloignées (CHAMBON, 1969).

A Jacqueville (Seine-et-Marne) en 1967 nous avons mis en place un dispositif de quatre blocs pour des essais de traitement. Dans chaque témoin, 50 pieds ont été prélevés au hasard sur toute la longueur de la parcelle. Le dépouillement a donné les résultats suivants :

| | | |
|---|---|---|
| $T_1$ | 198 | mines pour 50 pieds |
| $T_2$ | 179 | — |
| $T_3$ | 154 | — |
| $T_4$ | 153 | — |

soit au total 684 mines (avec une chenille présente à l'intérieur de chaque mine) pour 200 pieds. Ces chiffres rapportés au mètre carré nous donnent :

$$\frac{684 \times 250}{200} = 855 \text{ larves/m}^2$$

En 1968 dans le même champ, cultivé à nouveau en orge *Ingrid*, nous avons prélevé dans les 4 blocs de 5 parcelles, 20 pieds par parcelle dont l'examen a donné les chiffres ci-dessous :

| | Bloc I | | | | | Bloc II | | | | | Bloc III | | | | | Bloc IV | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Parcelles . | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Nombre de larves ... | 54 | 60 | 55 | 66 | 70 | 55 | 57 | 53 | 74 | 50 | 46 | 59 | 58 | 74 | 63 | 52 | 39 | 39 | 50 | 47 |
| Total pour 100 pieds | 305 | | | | | 289 | | | | | 300 | | | | | 227 | | | | |
| Total général ..... | 1 121 larves pour 400 pieds | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

D'où au mètre carré

$$\frac{1\,121 \times 250}{400} = 700{,}6 \text{ larves/m}^2$$

En opérant de la même façon nous avons obtenu à :

| | | | |
|---|---|---|---|
| Labrosse (Loiret) ..... | 505,0 | larves/m² | en 1967 |
| Labrosse (Loiret) ..... | 432,0 | — | 1968 |
| La Chapelle-la-Reine (Seine-et-Marne) ..... | 172,0 | — | — |
| La Chapelle-la-Reine (Seine-et-Marne) A ..... | 65,0 | — | 1969 |
| B ..... | 24,0 | — | — |

Pour avoir une idée du mode de distribution des larves dans les parcelles où sont effectuées les estimations, les nombres de pieds ayant 1, 2, 3... *n* larves ont été représentés graphiquement (fig. 10).

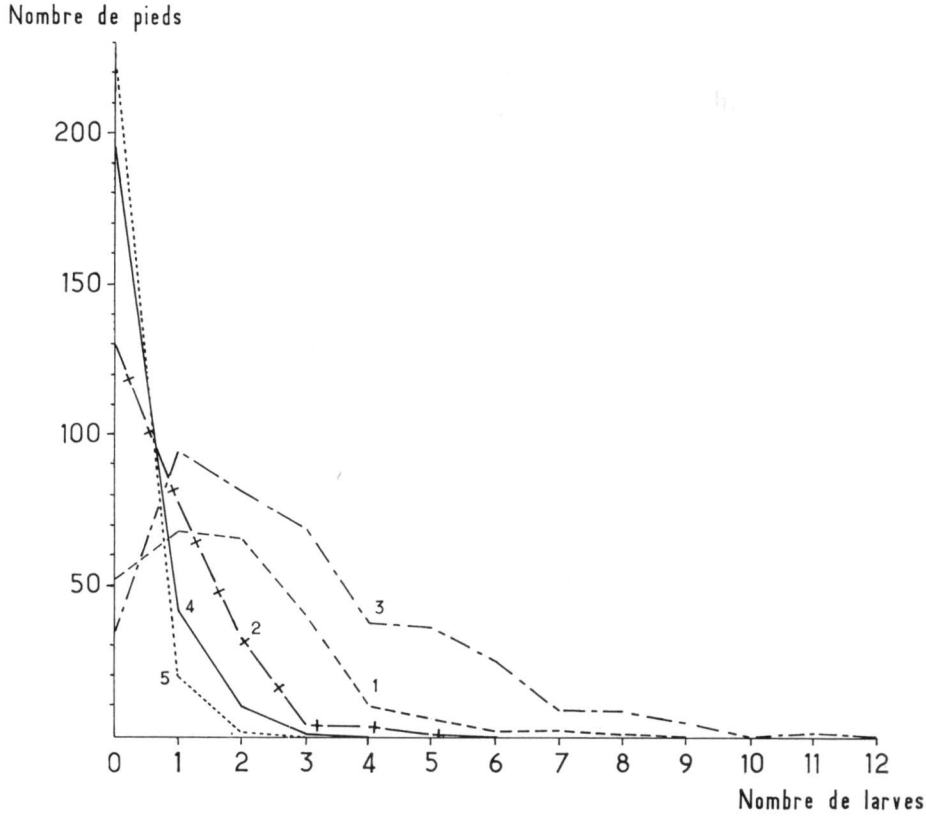



FIG. 10. — *Polygones de fréquence du nombre de larves observées par pied d'orge à Labrosse 1968* (1), *La Chapelle-La-Reine 1968* (2), *Jacqueville 1968* (3), *La Chapelle-La-Reine 1969 A* (4), *La Chapelle-La-Reine 1969 B* (5)

Le graphique nous fait penser à une distribution de Poisson, en effet, les polygones de fréquences observés sont dissymétriques et cette dissymétrie tend à diminuer lorsque la moyenne arithmétique du nombre de larves par pied augmente, comme c'est le cas pour les polygones de distribution 1 et 3.

## II. — ESTIMATION DES PERTES DE RÉCOLTE DUES AU RAVAGEUR

Le but de toute estimation des pertes est de mesurer la différence de récolte de cultures infestées et non infestées et d'exprimer cette différence soit en surface de culture, en monnaie, en quantité de récolte ou en diminution de qualité. Nous avons choisi de définir ces pertes en quantité de récolte à l'hectare en faisant toutefois quelques remarques sur la diminution de qualité du produit final, dernier aspect

important, car l'orge *Ingrid* est destinée à la brasserie et doit donc répondre à un certain nombre de critères de qualité (poids spécifique, faculté germinative).

Il est extrêmement difficile, dans une zone infestée présentant partout des conditions sensiblement équivalentes de végétation, de trouver des cultures indemnes. C'est pourquoi nous avons estimé les pertes en comparant les rendements de parcelles non infestées (par protection artificielle) à ceux de parcelles infestées dont nous avons évalué la densité de population du ravageur par la méthode exposée auparavant.

### A. — *Mise en évidence de l'action du ravageur sur les rendements*

De l'essai de lutte réalisé à Jacqueville en 1968 nous tirons les informations suivantes :

La population globale moyenne de larves a été estimée le 2 mai à 700,5 larves/m² soit :

pour le Bloc I 762,5 larves/m²
— II 722,5 larves/m²
— III 750,0 larves/m²
— IV 567,0 larves/m²

Les divers produits essayés nous ont donné les taux de mortalité suivants :

D — parathion : mortalité pratiquement 100 p. 100
A — malathion : — — 80 p. 100
B — phosalone : — — 67 p. 100
C — pas de traitement (témoin de l'essai) 0 p. 100

Ces chiffres nous permettent de considérer l'essai de la façon qui suit :

La parcelle traitée au parathion, pratiquement débarrassée des larves sera prise comme référence D à 0 unité larve/m².

La parcelle traitée au malathion, dont 80 p. 100 des larves sont mortes, aura subi l'infestation A de 141,1 larves/m².

La parcelle traitée à la phosalone dont 67 p. 100 des larves sont mortes aura subi l'infestation B de 229,7 larves/m².

La parcelle non traitée (témoin de l'essai) dans laquelle il n'y a pratiquement pas de mortalité aura subi l'infestation C de 700,5 larves/m².

L'analyse de variance effectuée ci-dessous montre l'effet de la présence des larves sur les rendements et les différences d'action entre différentes densités de larves.

| | Infestation | | | | X B |
|---|---|---|---|---|---|
| | D (0) | A (141,1) | B (229,7) | C (700,5) | |
| Bloc 1..... | 40,27 | 39,58 | 38,19 | 34,02 | 152,06 |
| Bloc 2..... | 41,80 | 37,50 | 37,50 | 35,69 | 152,49 |
| Bloc 3..... | 39,44 | 37,50 | 35,83 | 34,58 | 147,35 |
| Bloc 4..... | 46,38 | 37,91 | 39,58 | 37,50 | 161,37 |
| XT ..... | 167,89 | 152,49 | 151,10 | 141,79 | X 613,27 |
| $\bar{x}t$ ..... | 41,97 | 38,12 | 37,77 | 35,44 | $\bar{x}$ 38,32 |

*Analyse de variance.*

| | S. C. E. | Degrés de liberté | Variance | F calculé | F théorique | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | | | 5 % | 1 % | |
| Variance totale ... | 33,77 | 15 | | | | | |
| Variation bloc .... | 25,68 | 3 | 8,56 | 3,8 | 3,86 | 6,99 | N S |
| Variation traitement ..... | 87,71 | 3 | 29,23 | 12,9 | 3,86 | 6,99 | H S |
| Erreur par différence ..... | 20,28 | 09 | 2,25 | | | | |

Calcul du coefficient de variation $CV = \frac{\sqrt{2,25}}{38,32} \times 100 = 3,9$ p. 100.

Calcul de la plus petite différence significative (p.p.d.s.)

$$Sd = \frac{\sqrt{2 \times 2,25}}{4} = 1,06$$

Nous calculerons la p.p.d.s. à 5 p. 100 et 1 p. 100 pour un degré de liberté de l'erreur 9.

P.p.d.s. 5 p. 100 : Sd $\times$ $t$ 5 p. 100 (2,262) = 2,3
P.P.d.s. 1 p. 100 : Sd $\times$ $t$ 1 p. 100 (3,250) = 3,4

Nous comparerons ensuite les divers rendements selon les traitements (S : significatif, NS : non significatif, HS : hautement significatif).

D — A = 3,85 HS  A — B = 0,35 NS
D — B = 4,20 HS  A — C = 2,68 S
D — C = 6,53 HS  B — C = 2,33 S

En conclusion, nous voyons que le traitement comportant 141,1 larves/m² aboutit à un rendement inférieur à celui du témoin considéré comme ayant 0 larve et la différence de rendement est hautement significative (HS) à 1 p. 100. Si la dose de larves est augmentée à 229,7 et 700,5 larves/m² les baisses de rendement par rapport au témoin donnent lieu à des différences de plus en plus significatives.

Comparons maintenant les rendements obtenus entre deux traitements : nous voyons que la différence enregistrée, pour les doses 141,1 et 229,7 n'est pas significative et que les écarts de rendements entre les doses 141,1 et 700,5 et les doses 229,7 et 700,5 sont significatives à 5 p. 100 seulement. Nous pouvons penser dès à présent à un niveau de population à partir duquel une augmentation du nombre de larves de *Cnephasia pumicana* n'entraîne pas de baisse de rendement significative.

B. — *Relation entre la densité de population et les pertes de récoltes enregistrées*

Pour établir cette relation nous avons effectué un calcul de régression mettant en évidence les rapports existants entre le rendement des parcelles infestées (variable

TABLEAU I

| | Y Rendt q/ha des témoins | $X_1$ Rendt q/ha des parcelles parathion | Diff. de rendt q | $X_2$ Nbre de larves/m² | % de pertes de récolte |
|---|---|---|---|---|---|
| Essai I Butteaux 1968 $B_1$ | 42,40 | 47,90 | 5,5 | 173,0 | 9,78 |
| Essai II Jacqueville 1967 $B_2$ | 44,80 | 51,20 | 6,4 | 990,0 | 12,8 |
| $B_3$ | 42,20 | 51,70 | 9,2 | 895,0 | 17,7 |
| $B_4$ | 44,90 | 54,50 | 9,6 | 770,0 | 17,6 |
| $B_5$ | 40,91 | 50,50 | 9,6 | 765,0 | 19,0 |
| Essai III Labrosse 1967 $B_6$ | 38,60 | 43,40 | 4,8 | 480,0 | 11,0 |
| $B_7$ | 41,70 | 47,60 | 5,9 | 515,0 | 12,3 |
| $B_8$ | 39,40 | 46,50 | 7,1 | 495,0 | 15,2 |
| $B_9$ | 40,00 | 50,50 | 10,5 | 530,0 | 20,7 |
| Essai IV Jacqueville 1968 $B_{10}$ | 34,02 | 40,27 | 6,25 | 762,5 | 15,5 |
| $B_{11}$ | 35,69 | 41,80 | 6,11 | 722,5 | 14,6 |
| $B_{12}$ | 34,58 | 39,44 | 4,86 | 750,0 | 12,3 |
| $B_{13}$ | 37,50 | 46,38 | 8,88 | 567,5 | 19,1 |
| Essai V Labrosse 1968 $B_{14}$ | 35,71 | 46,42 | 10,71 | 380,0 | 23,0 |
| $B_{15}$ | 41,43 | 48,57 | 7,14 | 465,0 | 14,7 |
| $B_{16}$ | 40,00 | 47,85 | 7,85 | 460,0 | 16,4 |
| $B_{17}$ | 39,28 | 50,00 | 10,72 | 400,0 | 21,4 |
| $B_{18}$ | 34,28 | 42,85 | 8,57 | 455,0 | 20,0 |

ANALYSE DE VARIANCE DE LA RÉGRESSION

| Origine de la variation | Somme des carrés | Degrés de liberté | Variance | F. calculé | F. théorique 5 % | F. théorique 1 % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Variation totale de Y | 198,484 | 17 | | | | |
| Régression de $X_1$ $X_2$ par rapport à Y . | 151,979 | 2 | 75,98 | 24,5 HS | 3,68 | 6,36 |
| Variation résiduelle par différence..... | 46,505 | 15 | 3,1 | | | |
| Régression de $X_1$ .. | 150,07 | 1 | 150,07 | voisin de 50 HS | 4,49 | 8,53 |
| Variation résiduelle par différence..... | 48,41 | 16 | 3,2 | | | |
| Régression de $X_2$ .. | 1,899 | 1 | 1,899 | inférieur à 1 NS | 4,49 | 8,53 |
| Variation résiduelle par différence..... | 196,58 | 16 | 12,2 | | | |

dépendante Y) le rendement des parcelles traitées à l'oléoparathion (1) (variable indépendante $X_1$) et le nombre de larves au mètre carré (variable indépendante $X_2$).

1. *Populations comprises entre 173,0 larves/m² et 990 larves/m²*

$n$ = nombre de groupes d'observation : 18

Équation de la droite de régression pour les $X_2$

$$Y = a + b X_2$$
$$B = \frac{Sx^2 y}{Sx_2^2} = \frac{1899,6}{724\,547,75} = 0,002$$
$$A = \bar{y} - b \bar{x}$$
$$= 39,299 - 0,002 (587,527) = 38,124$$
$$Y = 38,124 + 0,002 X \text{ (équation B)}$$

Le calcul de la régression entre Y et $X_1$ $X_2$ (régression à 2 variables) fait apparaître à l'analyse de variance une relation hautement significative à 1 p. 100 entre Y et $X_1$ $X_2$. En reprenant le calcul de régression séparément avec $X_1$ et $X_2$, pour étudier la liaison avec chacune des variates nous constatons une relation hautement significative entre X et $Y_1$ et une relation non significative entre Y et $X_2$. Donc le rendement des parcelles infestées est lié au rendement des parcelles correspondantes traitées au parathion et, la variation de la densité de population entre 173,0 et 990,0 larves/m² ne modifie pas la baisse de rendement enregistrée, d'une façon statistiquement significative.

A partir d'un certain niveau de population et au-dessus le ravageur semble commettre des dégâts sensiblement équivalents (quelles que soient les variations de sa densité de population au-dessus de ce niveau), qui correspondent à une perte de récolte comprise entre 10 et 20 p. 100 environ.

2. *Populations inférieures à 185,9 larves/m²*

A partir de divers essais de lutte réalisés en 1967 et 1968 avec des produits n'ayant pas la même efficacité :

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| Parathion : | efficacité voisine de | | 100 p. 100 | de mortalité |
| Malathion : | — | — | 80 p. 100 | — |
| Lindane : | — | — | 32 p. 100 | — |
| Phosalone : | — | — | 67 p. 100 | — |

nous disposons de parcelles à infestations réduites, dans l'intervalle de 185,9 à 45,9 larves/m².

Nous avons effectué un nouveau calcul de régression, à une seule variate, cette fois, pour voir quelle est la relation existant entre des rendements enregistrés et les différents niveaux de population nuisibles.

Soit X la variable indépendante : nombre de larves/m²
Soit Y la variable dépendante : rendement q/ha des parcelles

(1) Le traitement à l'oléoparathion, effectué d'après les avertissements agricoles, détruit la quasi-totalité des larves présentes.

TABLEAU 2

| Y Rendements qx/ha des parcelles infestées | Rendement des parcelles parathion (qx/ha) | X Nombre de larves au m² | Différence de rendement |
|---|---|---|---|
| 39,5 | 46,38 | 185,9 | 6,80 |
| 39,5 | 40,27 | 152,5 | 0,69 |
| 37,5 | 41,80 | 144,5 | 4,30 |
| 37,5 | 39,44 | 150,0 | 1,90 |
| 37,9 | 46,38 | 113,4 | 8,47 |
| 50,8 | 51,20 | 59,4 | 0,4 |
| 51,8 | 51,7 | 53,7 | 0,1 |
| 47,9 | 54,50 | 46,2 | 6,6 |
| 48,1 | 50,50 | 45,9 | 2,4 |
| 43,3 | 43,40 | 96,0 | 0,1 |
| 43,3 | 47,60 | 103,0 | 4,3 |
| 40,0 | 46,50 | 99,0 | 6,5 |
| 46,9 | 50,50 | 106,0 | 3,6 |
| 45,0 | 46,42 | 124,0 | 1,42 |
| 46,4 | 48,57 | 152,5 | 2,15 |
| 46,4 | 47,85 | 150,8 | 1,45 |
| 43,5 | 46,42 | 76,0 | 2,92 |
| 47,1 | 48,50 | 93,0 | 1,40 |
| 46,4 | 47,85 | 92,0 | 1,45 |
| 45,0 | 50,00 | 80,0 | 5,00 |
| 46,4 | 50,00 | 131,2 | 3,60 |

$n$ = Nombre de groupes d'observation = **21.**

*Analyse de variance.*

| | S. C. E. | Degrés de liberté | Variance | F. calculé | F. théorique 5 % | F. théorique 1 % |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Variation totale de Y | 359,77 | 20 | | | | |
| Régression de X par rapport à Y .... | 85,7 | 1 | 85,7 | 6,08 | 4,38 | 8,18 |
| Variation résiduelle. | 274,07 | 19 | 14,4 | S à 5 % | | |

*Équation de la droite de régression.*

$$\bar{y} = a + b\,\bar{x} \qquad b = \frac{Sxy}{Sx^2} = -0{,}05$$

$$a = \bar{y} - b\,\bar{x} = 49{,}63$$

droite de régression $y = 49{,}63 - 0{,}05x$ (équation A)

Ce dernier calcul statistique montre que pour des populations de *C. pumicana* inférieures à 185,9 larves/m² les rendements observés sont liés au nombre de larves estimé. Si ce nombre diminue, le rendement augmente et inversement (fig. 11).

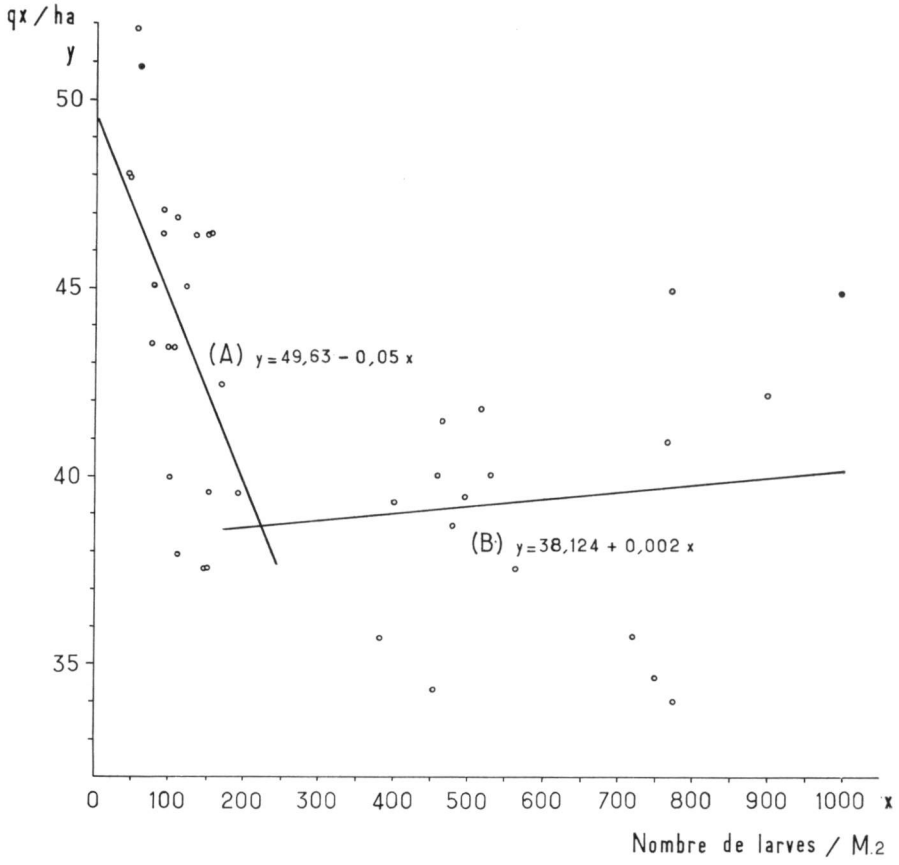



FIG. 11. — *Relation entre la population larvaire au stade « mineur » et la récolte obtenue*
A : populations inférieures à 185 larves/m²
B : populations comprises entre 173 et 990 larves/m²

Pour étayer cette conclusion, nous citerons d'autres résultats obtenus en 1969.

A Butteaux près de La Chapelle-la-Reine (Seine-et-Marne) où la population était fortement réduite par rapport aux années précédentes nous avons noté les résultats suivants :

*Essai 1:* 2 parcelles de 714,5 m², une laissée en témoin, l'autre traitée à l'oléoparathion.

Population estimée sur l'ensemble des 2 parcelles 65 larves/m² (faible).

Rendement du Témoin 63,6 q/ha.

Rendement de la parcelle traitée 64,07 q/ha.

Différence : 0,47 q/ha.

*Essai II :* 2 parcelles de 470,5 m² ; 1 Témoin ; 1 traitée à l'oléoparathion.
Population estimée sur les 2 parcelles à 24 larves/m² (très faible).
Rendement du Témoin 57,4 q/ha.
Rendement parcelle traitée 57,7 q/ha.
Différence 0,3 q/ha.

Ce qui confirme bien que pour des populations très réduites, les pertes de récoltes tendent à devenir négligeables.

La représentation graphique des droites de régression correspondant aux deux types de population nous conduit à considérer la courbe des rendements des parcelles témoins, en fonction du nombre de larves, de la façon théorique suivante :

Pour des populations comprises entre 0-200 larves/m² environ, toute variation du niveau de population se traduit par une variation inverse du rendement de la culture. Par contre, pour des densités de population supérieures à 200 larves/m², les fluctuations du niveau de population n'entraînent pas de variations de rendement statistiquement significatives (fig. 12).

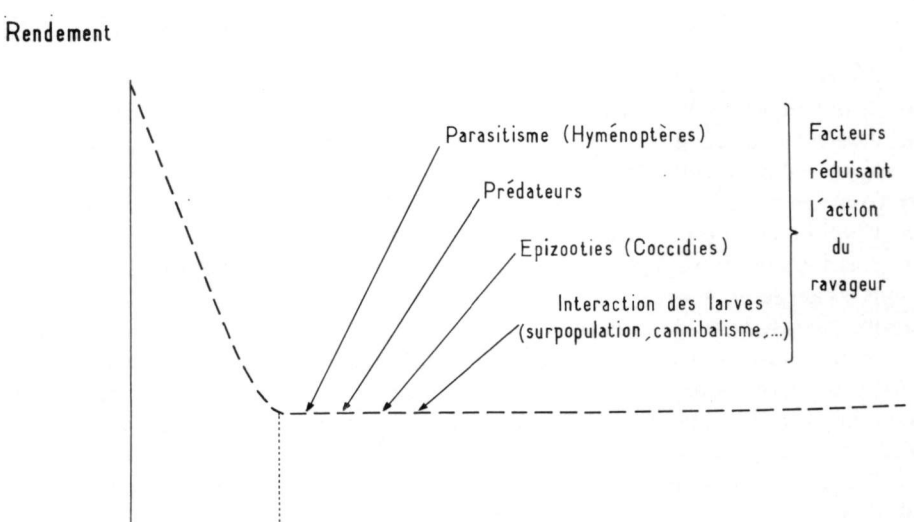



FIG. 12. — *Représentation théorique du rendement en quintaux/ha en fonction du nombre de larves de* C. pumicana *comptées au stade « mineur »*

A : L'augmentation du nombre de larves se traduit par une baisse significative de rendement
B : L'augmentation du nombre de larves n'entraîne pas d'augmentation de la baisse de rendement

Il est vraisemblable qu'au-dessus d'une certaine densité de population, interviennent de nombreux facteurs écologiques qui réduisent ainsi les effets directs du ravageur.

En 1968 nous avons effectué des comptages, dans des champs fortement infestés, portant sur des épis présentant les symptômes d'une attaque correspondant à l'un des quatre principaux dégâts décrits précédemment.

| Nombre d'épis attaqués | Nombre de chrysalides trouvées | Nombre de parasites de larves *Microgaster tiro* | Nombre de chenilles mortes ou disparues |
|---|---|---|---|
| 376 | 26 | 71 | 279 dont 60 % environ mortes de maladie |
| 245 | 29 | 18 | 198 dont 50 % environ mortes de maladie |
| 233 | 36 | 32 | 165 dont 70 % environ mortes de maladie |
| Total 854 | 91 | 121 | 642 |

De ces chiffres il ressort que seulement 10,6 p. 100 des larves ayant commis ces dégâts ont pu atteindre le stade chrysalide, dont un certain nombre seront parasitées par *Itoplectis* sp. 14 p. 100 des larves indemnes de maladie ont été parasitées par *Microgaster tiro* REINH. Hyménoptère *Braconidae*, 50 p. 100 environ des larves ont été trouvées mortes dans la gaine des épis à la suite d'une épizootie peut-être due à une Coccidie et 16 p. 100 des larves n'ont pas été retrouvées.

Ces facteurs biologiques définis, ayant réduit la population à une date plus ou moins avancée en saison, ont certainement, par leur action, contribué à diminuer l'action dévastatrice de l'insecte.

A ces facteurs, il faut adjoindre la compétition entre les larves qui est d'autant plus forte que la densité de population au départ est plus élevée. La surpopulation, pouvant entraîner une gêne entre les individus, peut se traduire par l'absence des dégâts les plus graves.

L'action de ces facteurs, permettrait d'expliquer le manque de relation significative entre les variations de densité de population, au-delà d'un certain niveau (200,0 larves/m²) et l'importance des baisses de rendements enregistrées.

### C. — *Remarques sur la baisse de rendement enregistrée et les pertes économiques subies*

L'application de traitements chimiques, visant à détruire un ravageur peut avoir des actions secondaires importantes sur la culture, exagérant ou réduisant ainsi les écarts de rendement entre les parcelles traitées et les témoins.

Dans le cadre de nos expérimentations, il semble évident que l'emploi de l'oléoparathion, insecticide polyvalent, a permis de détruire un certain nombre d'insectes habituellement considérés comme peu importants sur orge (et dont on ne connaît pas les effets) par exemple : le zabre des céréales *Zabrus tenebrioides* GOEZE, le criocère des céréales *Lema melanopa* L., la cicadelle des céréales *Macrosteles sexnotatus* FALL.,

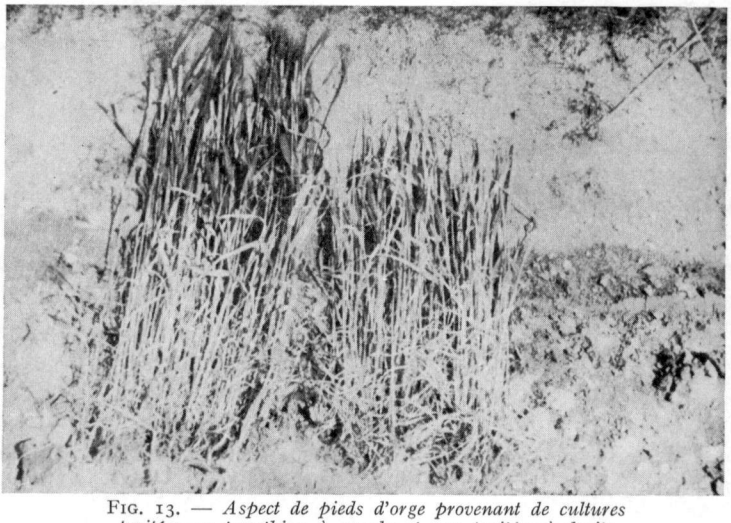


FIG. 13. — *Aspect de pieds d'orge provenant de cultures traitées au parathion à gauche et non traitées à droite*

FIG. 14. — *Aspect de l'orge : à gauche épi sain, les trois suivants attaqués sortent difficilement de leur gaine*

divers pucerons, le chlorops du blé et de l'orge *Chlorops pumilionis* BJERK, l'oscinie *Oscinella frit* L., la mouche jaune des céréales *Opomyza florum* L.

De plus l'action fongicide du parathion, sur les rouilles (COURTILLOT, 1965) a pu encore renforcer les différences de rendement, en améliorant l'état sanitaire de la culture, qui présente effectivement un meilleur aspect et une vigueur supérieure à ceux observés dans les parcelles témoins (fig. 13, 14).

Il est donc très vraisemblable que les chiffres que nous citons, concernant les pertes quantitatives de récoltes dues à l'insecte, soient supérieurs à la réalité, du fait de ces actions secondaires.

Par contre, il faut noter que les pertes quantitatives enregistrées ne correspondent pas exactement aux pertes économiques, subies par l'agriculteur, qui comprennent à la fois les pertes quantitatives et qualitatives. En effet une certaine proportion des denrées récoltées présente une diminution de qualité due à « l'orgette ». Ce dernier aspect est très important pour l'orge de brasserie, mais l'évaluation qualitative de la récolte n'a pu être réalisée directement. Nous savons que les grains atrophiés « orgette » sont présents et qu'ils rendent les pertes économiques supérieures aux pertes apparentes de récolte. Un bref calcul fera ressortir la part prise par ce type de dégâts.

En 1967 à Jacqueville (Seine-et-Marne) nous avons obtenu à la récolte une moyenne de 43,2 q/ha dans les témoins et de 52,05 q/ha dans les parcelles traitées au parathion, soit une différence de 8,85 q/ha (environ 9 q). (Nous ne tiendrons pas compte ici des effets secondaires du traitement, la différence observée étant celle enregistrée dans les conditions de cultures) :

Le 22 juin il a été réalisé un comptage des « épis blancs » (épis totalement perdus, la tige étant sectionnée par les chenilles). Nous avons obtenu les chiffres suivants, en observant cinq mètres carrés dans chaque parcelle.

| | Bloc 1 | | Bloc 2 | | Bloc 3 | | Bloc 4 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Parcelles | Parathion I | Témoin I | Parathion II | Témoin II | Parathion III | Témoin III | Parathion IV | Témoin IV |
| Nombre d'épis blancs | 0 | 125 | 5 | 99 | 3 | 88 | 0 | 91 |

Total pour les parcelles témoins 403 épis blancs pour 20 m².

Soit $$\frac{403 \times 10\,000}{20} = 201\,500 \text{ épis blancs/ha}$$

Dans une culture normale on compte en moyenne 5 000 000 d'épis/ha (500 épis/m²).

Les épis blancs perdus représentent une perte de :

$$\frac{201\,500}{5\,000\,000} \# \frac{1}{25} \text{ ha soit environ 2 qx/ha}$$

Or les pertes sont de l'ordre de 9 q/ha ; il reste donc 7 q dus à la perte de grains des épis mutilés et à la présence d'orgette pour les épis mal nourris.

Si on considère arbitrairement que ces quantités sont réparties par moitié nous avons 3,5 q de pertes dues aux grains atrophiés. Ces 3,5 q de perte pondérale correspondent à environ 3,5 qx d'orgette récoltés, dont la qualité inférieure ne permet pas la commercialisation en orge de brasserie. On peut donc, en fin de compte, estimer le pertes économiques à 9 q de pertes sèches (grains non récoltés) auxquels s'ajoutent environ 3,5 q de grains atrophiés dont le prix de vente sera inférieur à celui d'une orge de bonne qualité.

## CONCLUSIONS

La lutte rationnelle contre *Cnephasia pumicana*, indépendamment des avertissements agricoles qui indiquent la date optimale d'intervention, est seulement possible si la densité de population du ravageur et l'importance des dégâts économiques peuvent être estimés à l'avance, par une méthode simple et rapide. En effet c'est l'agriculteur qui, en dernier ressort, décide de l'opportunité d'un traitement.

L'estimation de la densité de population, réalisée par la méthode que nous avons exposée, présente évidemment un certain pourcentage d'erreur, dont la cause majeure est la faible importance de l'échantillon prélevé, variant de 200 à 400 pieds par hectare. Cette erreur peut être accentuée si on ne prend pas soin de prélever les plants au hasard et répartis sur toute la surface du champ considéré.

Il n'en reste pas moins vrai que cette méthode de comptage nous permet de faire une approximation intéressante de la densité du ravageur au début de sa période d'activité, avant qu'il ne soit nuisible.

Les chiffres ainsi obtenus ne préjugent pas de l'importance du parasitisme ni de la mortalité qui pourront intervenir au cours de la saison. C'est pourquoi il est indispensable de respecter les dates auxquelles doivent avoir lieu les prélèvements, de façon à obtenir des chiffres comparables à ceux rapportés dans cette note.

Il ressort de cette étude, que les pertes de récoltes vont en croissant lorsque la population passe de 0 à 185 larves/m² et que au-delà de ce niveau de population il n'y a pas relation statistiquement significative entre l'augmentation de la baisse de rendement et l'élévation du niveau de population. On peut, en outre, préciser que pour des populations allant de 0 à 24 larves/m², la baisse de rendement de 0,3 q/ha peut être considérée comme négligeable et sans importance compte tenu du coût du traitement.

Ces dernières remarques font ressortir la nécessité de préciser l'action des divers facteurs biologiques et physiques du milieu pouvant agir sur la population en particulier les parasitismes larvaire et nymphal, dont nous avons noté la présence et l'importance au cours d'observations préliminaires, qui tendent à réduire finalement le niveau de population des stades reproducteurs.

Pour *Microgaster tiro* REINH., parasite de larve, il serait intéressant, en particulier, d'étudier sa biologie, son action sur l'éthologie des larves et notamment sur le comportement alimentaire des larves de *C. pumicana*. La présence de quatre types de dégâts, peut permettre de supposer que les larves parasitées s'alimentent de façon inhabituelle et se manifestent ainsi par une forme particulière de dégât.

Parmi les facteurs physiques, il serait intéressant de montrer quelle influence peut avoir la pluviométrie au cours de la phase de dispersion des jeunes larves, et sur les stades ultérieurs, des observations de laboratoire nous ayant fait penser que cet insecte craint une humidité excessive. Mais les observations que nous avons faites jusqu'alors ne concernent que la période de vie des *Cnephasia* hors des hibernaculums.

Dans une étude écologique des populations, il est indispensable de pouvoir considérer l'ensemble du cycle évolutif, et dans notre cas ceci nous permettrait de savoir ce qui se passe entre la ponte (juillet) et la reprise d'activité des larves au printemps (mars, avril, mai).

Des observations préliminaires ont montré au cours de l'hivernation une certaine mortalité des larves dans leur hibernaculum, dont les causes nous sont totalement inconnues. Une étude faunistique du milieu d'hivernation (branches, troncs d'arbres) ferait apparaître un complexe d'espèces dont les potentialités d'action seraient à préciser, en particulier pour des acariens, et des larves de coléoptères que l'on trouve fréquemment dans les bois abritant les chenilles de *Cnephasia pumicana*.

Dans la perspective d'une étude écologique approfondie des populations de *Cnephasia pumicana* nous aurons à étudier les divers points évoqués ci-dessus.

*Reçu pour publication en août 1970.*

## SUMMARY

INCIDENCE OF *CNEPHASIA PUMICANA* ZELLER (LEPID. TORTRICIDAE) POPULATIONS ON BARLEY CULTURE YIELDS

*Cnephasia pumicana* ZELLER, which is a polyphagous species, have been damaging cerealian cultures, in particular barley, since few years, in a region delimited by the three following points : Versailles (Yvelines), Châteaudun (Eure-et-Loire) and Courtenay (Loiret).

After a description of the more characteristic elements of the evolutive cycle of this univoltine insect, the author gives a method of estimation of larval population in fields. Date for which this work must be carry out is specified accordingly to the activity start curve of the young caterpillars, in spring. Used technique and obtained results are given.

After a description of symptoms characterizing the insect presence and damages having economical repercussions, the author exposes the pest action on culture yields as connections existing between harvest losses observed and different levels of estimated populations.

It seems that beyond a certain population density (200 larva by $m^2$) registered yield falls not increase of statistically significative like with the number of larva.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BECCARI F., 1967. Types of losses caused by insect in « *F. A. O. Symp. on Crop. Losses* ». Rome 2-6 oct. 1967 p. 157-180.

CHAMBON J.-P., 1966. Pullulation d'une tordeuse (*Cnephasia pumicana* ZELL.) sur céréales dans la région de Malesherbes (Loiret). *C. R. Acad. Agric. Fr.*, **52**, 17, 1270-1272.

CHAMBON J.-P., 1968. Mise au point d'avertissements agricoles contre la Tordeuse des céréales (*Cnephasia pumicana* ZELL. Lep. *Tortricidae*). *Rev. Zool. Agric. appl.*, **67**, 7-9, 95-102.

CHAMBON J.-P., GOIX J., PFEIFFER C., 1968. *Cnephasia pumicana* ZELL. Nouvelles observations biologiques et essais de lutte. *Phytiatrie-Phytopharm.*, **17**, 2, 119-128.

CHAMBON J.-P., 1969. Au sujet d'un nouveau ravageur des céréales le *Cnephasia*. Suppl. à *L'Agriculteur d'Eure-et-Loir*, nº 1069 du 14 août 1969. C. R. Inform. Agric. du 23-1-1969.

CHAMBON J.-P., 1969. Extension d'un foyer et dispersion des populations d'une Tordeuse *Cnephasia. pumicana* ZELL Lepidoptère *Tortricidae*. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **1** (4) 433-444.

COURTILLOT M., 1965. Activité du Parathion contre la rouille couronnée du Ray-grass. *C. R. Acad. Agric., Fr.*, **51**, 223-228.

CRAMER H. H., 1967. Economic aspects of Crop Losses caused by Insect in « *F. A. O. Symp. on Crop Losses* ». Rome 2-6 oct. 1967, p. 99-106.

JUDENKO E., 1967. Methods for fields trials to assess the loss of yield of crop attacked by pests. In « *F. A. O. Symp. on Crop Losses* ». Rome 2-6 oct. 1967, p. 75-78.

SMITH R. F., 1967. Principles of measurement of Crop losses caused by insect. In. « *F. A. O. Symp. on Crop Losses* ». Rome 2-6 octobre 1967, p. 265-224.

STRICKLAND A. H., 1965. Somes Cost of insect damage and Crop protection. *Proc. F. A. O. Symp. Integrated pest Control*. Rome, octobre **1** p. 75-88.

STRICKLAND A. H., BARDNER R., 1967. A review of currents methods applicable to measuring crop losses due to Insects. In : « *F. A. O. Symp on Crop Losses* ». Rome 2-6 octobre, 1967, p. 289-309.

WILDBOLZ T., 1965. Prediction of populations trends. *Proc. F. A. O. Symp. Integrated pest Control*. Rome octobre **2**, p. 77-86.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 579-593.

# ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DES RELATIONS HÔTES-PARASITES CHEZ LES INSECTES

## I. — Caractères respiratoires et pondéraux des chenilles d'« Anagasta kuehniella » Zell. (Lep. « Pyralidae ») saines ou parasitées par « Phanerotoma flavitestacea » Fish. (Hym. « Braconidae »)

Nicole HAWLITZKY

*Station centrale de Zoologie,*
*Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles*
*Institut national de la Recherche agronomique*

RÉSUMÉ

Les échanges respiratoires quantitatifs et qualitatifs et l'évolution pondérale de chenilles saines d'*Anagasta kuehniella* Zell. (Lep. *Pyralidae*) sont mesurés dès les premiers jours après l'éclosion, et jusqu'à la fin du développement larvaire. Parallèlement, les critères précédemment cités sont étudiés chez des chenilles parasitées par *Phanerotoma flavitestacea* Fish. (Hym. *Braconidae*), jusqu'au tissage du cocon de l'hôte et la sortie du parasite, en relation avec le stade du Braconide. Il ressort de cette étude que l'endoparasite diminue la croissance pondérale de la chenille dès les premiers jours de la vie larvaire. En fin de développement de l'hôte, le poids est moitié de celui d'une chenille saine. Les quotients respiratoires ne sont pas modifiés ; ils révèlent un métabolisme nettement lipidique. Les quantités d'oxygène consommé et de gaz carbonique rejeté sont modifiées par la présence de l'endoparasite, mais indirectement, par l'intermédiaire du poids. Les causes des modifications observées sont envisagées et discutées.

## INTRODUCTION

Les processus physiologiques réglant les relations hôtes-parasites sont très mal connus chez les insectes entomophages. Dans le groupe des Braconides, qui est l'un des plus importants, les modifications morphologiques apportées à l'hôte par le parasite ont été décrites (Beeson et Chatterjee, 1935 *a* ; Clausen, 1940), ainsi que les

divers aspects de l'activité spoliatrice (hématophagie puis stéatophagie et enfin sarcophagie). Par contre, les perturbations fonctionnelles résultant de la présence d'une larve parasite dans l'hôte sont encore très largement inconnues dans leur nature et leur importance.

Nous nous sommes proposé d'examiner comment évoluaient les échanges respiratoires et le poids de chenilles d'*Anagasta kuehniella* ZELLER parasitées par un Braconide entomophage *Phanerotoma flavitestacea* FISHER. Cette étude a été menée afin de déterminer :

— si la présence d'un parasite lors de sa phase endophage modifie le métabolisme de l'hôte de façon appréciable tant au point de vue quantitatif que qualitatif ;

— si des repères respirométriques éventuels permettraient de révéler des modifications physiologiques correspondant aux différentes phases du développement endoparasite par ailleurs déjà connues dans ce cas particulier.

## I. — CONDITIONS EXPÉRIMENTALES

### 1. *Nature du matériel biologique et technique d'élevage*

a) *L'Insecte hôte.*

L'insecte hôte utilisé est un Lépidoptère *Pyralidae Phycitinae : Anagasta* (= *Ephestia*) *kuehniella* ZELL. L'élevage est effectué à 20°C selon la méthode décrite par BILIOTTI et DAUMAL (1969), avec quelques variantes adaptées au but poursuivi et que nous allons décrire.

Les adultes sont placés dans des cages de ponte. Les œufs sont recueillis au bout de 2 heures et sont ensuite collés sur des plaquettes de 10 mm sur 13 mm par groupes dont le nombre va en décroissant au fur et à mesure de l'expérimentation : les groupes qui sont utilisés quelques jours après l'éclosion larvaire sont constitués de 40 unités alors que ceux manipulés vers le 30e jour n'en comportent plus que 10. Pendant les 30 premiers jours de l'expérimentation, les chenilles utilisées proviennent de ces élevages par petits groupes. Chaque lot ainsi constitué est mis en élevage dans une boîte en polystyrène d'environ 7 $cm^3$ de volume, à couvercle grillagé, et contenant 900 mg de semoule de blé dur. Ainsi, dès leur éclosion, les chenilles peuvent s'alimenter et poursuivre leur croissance jusqu'au moment de leur utilisation. Par contre, après le 30e jour, sont utilisées des chenilles issues d'un élevage de masse effectué dans des boîtes de 550 $cm^3$, d'où sont également retirés des individus servant à combler les pertes éventuelles survenues dans les lots préformés.

L'élevage de l'hôte parasité est mené parallèlement à celui de l'insecte sain.

b) *L'Insecte parasite.*

Le parasite est un Hyménoptère *Braconidae Cheloninae : Phanerotoma flavitestacea* FISHER. Dans la nature, c'est un parasite ovo-larvaire d'un *Pyralidae Phycitinae, Ectomyelois ceratoniae* ZELLER. Sa biologie a été décrite par BILIOTTI et DAUMAL (1969) sur l'hôte de laboratoire, *Anagasta kuehniella* ZELL. Pour mieux situer cette étude, il est utile de la rappeler brièvement dans les conditions où nous avons travaillé.

Les femelles de *P. flavitestacea* pondent dans les œufs du Lépidoptère. A 20°C, la larve parasite éclôt dans l'œuf d'*A. kuehniella* environ deux jours après la ponte. Elle demeure au premier stade larvaire jusqu'en fin du stade *n*-1 (1) de l'hôte. Elle effectue sa première mue pour donner la larve de deuxième stade en début du stade *n* du lépidoptère et passe au troisième stade, lorsque la chenille d'*A. kuehniella* est en fin du stade *n*. Ceci constitue la première période pendant laquelle la larve, endophage, se nourrit d'hémolymphe et de tissu adipeux.

(1) Étant donné la variabilité du nombre de mues et l'importance du nombre de chenilles manipulées dans ce travail, nous n'avons pas caractérisé le développement du lépidoptère par le nombre de stades. La lettre *n* représente le dernier stade larvaire. Une étude en cours portant sur des chenilles élevées individuellement a révélé que les chenilles parasitées ont le même nombre de stades que les chenilles non parasitées.

Une seconde période est caractérisée par un comportement ectophage. La larve de *P. flavitestacea*, ayant atteint son troisième stade, sort activement de la chenille, perce dans la région abdominale un orifice par lequel elle la vide entièrement de son contenu ; puis elle se nymphose.

Nous n'avons étudié les relations physiologiques hôte-parasite que lors de la première période pendant laquelle la larve parasite est hématophage puis stéatophage.

Nous décrirons plus loin la distribution temporelle des divers stades du parasite en fonction de l'âge des chenilles parasitées.

L'élevage du parasite relève du même principe que celui de l'hôte, mais les œufs d'*A. kuehniella*, après être récoltés et distribués sur les plaquettes, ainsi qu'il a été décrit plus haut pour l'élevage d'*A. kuehniella*, sont mis dans une cage en matière plastique transparente, en présence de quelques centaines de Braconides pendant 14 heures ; ce temps a été déterminé pour que les femelles de *P. flavitestacea* ne pondent qu'un œuf par œuf de l'hôte.

### 2. *Description des méthodes utilisées*

a) *Méthode respirométrique.*

Le protocole expérimental, le mode opératoire et la méthode de calcul utilisés sont ceux décrits précédemment (Le Berre et Hawlitzky, 1967 ; Hawlitzky, 1969).

Les échanges respiratoires quantitatifs (oxygène, gaz carbonique) et qualitatifs (quotient respiratoire) sont mesurés avec des manomètres de Warburg ; les fioles à QR (quotient respiratoire) utilisées ont un volume soit de 3 ml, soit de 17 ml environ. Chaque lot d'insectes y est placé dans son milieu d'élevage (semoule de blé dur), afin :

1° de ne pas blesser les chenilles au cours de leur transport de la boîte d'élevage à la fiole (elles sont très fragiles pendant les vingt-cinq premiers jours),

2° d'empêcher au maximum leur mouvement au cours de la mesure. Dans le diverticule menant au bouchon creux, qui contient la potasse, est fixée une grille en acier inoxydable afin d'éviter la noyade accidentelle des chenilles.

Dans la mise au point de la méthode adaptée à ce matériel biologique, nous avons vérifié qu'aucun échange gazeux n'était dû soit à la semoule vierge, soit à la semoule qui a déjà servi de milieu d'élevage, ou bien enfin à la grille en acier.

Les mesures sont faites à 20°C. Leur durée et leur fréquence varient selon le stade de développement (tous les 2, 3, 4, ou 5 jours), ainsi que le temps de lecture pour $O_2$-$CO_2$ ou $O_2$ seul. La fréquence des oscillations est de 58 par minute.

Les intensités respiratoires sont mesurées parallèlement sur des lots de chenilles saines et de chenilles parasitées de même âge. Chaque manipulation porte sur 5 lots d'égale importance auxquels sont substitués, lors de la manipulation suivante, 5 autres lots de quelques jours plus âgés. Ce système assure ainsi la continuité de l'expérience. Le nombre d'individus constituant ces lots diminue en fonction de l'âge des chenilles. Il passe de 30 ou 40 individus pour les lots âgés d'un jour à 5 individus pour les lots en fin de développement larvaire (42 jours). Les lots utilisés sont constitués selon la méthode décrite plus haut, jusqu'au 28e jour après l'éclosion. A partir de cet âge, les chenilles sont prises dans l'élevage de masse.

Après chaque manipulation, les chenilles sont isolées de la semoule et dénombrées pour calculer les intensités respiratoires rapportées à l'individu.

b) *Dissections.*

Après chaque mesure respirométrique puis pondérale, les chenilles parasitées sont disséquées afin d'établir :

1° *le taux de parasitisme* de chaque lot et par suite le taux global à un instant donné, compte tenu des répétitions.

2° *Les stades du parasite.* — Nous avons pris comme repères les descriptions des stades par Biliotti et Daumal (1969).

Le parasite a trois stades larvaires. La larve de premier stade, qui nécessite le plus de temps pour se développer, subit un certain nombre de modifications morphologiques : on peut ainsi distinguer quatre périodes qui correspondent à une structure caractéristique. Pour faciliter la reconnaissance de ces types, nous avons dénommé :

- $LI_1$, la larve à l'éclosion,
- $LI_2$, apparition de l'ébauche de la vésicule anale sur la face dorsale, 6 segments visibles,

- $LI_3$, vésicule anale subterminale, 8 segments visibles,
- $LI_4$, vésicule anale terminale et complètement développée, 11 segments. Ces deux caractères marquent la fin du premier stade.

c) *Pesées.*

Les mesures pondérales sont effectuées avec une balance d'analyse Mettler avec une précision de 0,002 mg.

d) *Analyse statistique des résultats expérimentaux.*

Elle consiste en :

— des analyses de variance,
— des analyses de covariance,
— une transformation des données en données logarithmiques.

Les analyses de variance concernent :

- le poids des chenilles saines ou parasitées (en mg de poids frais par individu),
- la consommation d'oxygène ($mm^3$/heure/individu),
- le dégagement de $CO_2$ ($mm^3$/heure/individu),
- le quotient respiratoire.

Les analyses de covariance intéressent les trois dernières variables précitées, lorsque le poids des chenilles saines et parasitées est identique.
Toutes les données ont été transformées en logarithmes pour :

1° se rapprocher de l'hypothèse de normalité caractérisée par une homogénéisation des variances, qui a été vérifiée pour chaque variable traitée ;

2° rendre les effets des traitements non multiplicatifs mais additifs.

Les résultats sont présentés sous forme d'un tableau et de graphiques dont les ordonnées sont exprimées en nombres logarithmiques pour trois d'entre eux.

### 3. *Critères retenus*

Ils sont de 5 types.

a) *Les échanges respiratoires.*

Nous avons mesuré les échanges respiratoires ($O_2$, $CO_2$, et QR) :

— de l'hôte non parasité, de l'éclosion de la chenille (1 jour) à la fin du développement larvaire, jusqu'à la nymphose.

— de l'hôte parasité, de l'éclosion de la chenille jusqu'à la sortie du parasite.

b) *L'évolution pondérale.*

Les larves sont pesées par lot après chaque manipulation respirométrique. Chaque lot est constitué d'un échantillon d'individus pris parmi les différents lots manipulés.

c) *Durée du développement larvaire des chenilles.*

Elle est exprimée en jours à partir de l'éclosion de l'hôte.
Nous décrirons plus loin les phases essentielles de ce développement qui servent de repères de comparaison entre lots sains et parasités.

d) *Le taux de parasitisme.*

Il est exprimé en pourcentage selon la méthode décrite plus haut.

e) *Les stades du parasite.*

La connaissance des divers stades du parasite et de leur distribution dans le temps permet :

1° d'expliquer des différences respirométriques éventuellement observées d'un lot à l'autre,

2° d'établir une relation entre les modifications éventuelles des échanges respiratoires, du poids des chenilles parasitées et le stade des parasites.

## II. — RÉSULTATS

Dans les résultats que nous allons présenter, nous n'avons pas tenu compte des mesures effectuées pendant les premiers jours de la vie larvaire des chenilles saines ou parasitées. En effet, il s'est avéré que les valeurs pondérales ou respiratoires étaient du même ordre de grandeur que celles de l'erreur faite sur ces mesures.

### 1. *Durée du développement larvaire des chenilles saines ou parasitées*

Dans les conditions expérimentales où nous nous sommes placés (20°C), la durée du développement larvaire d'*A. kuehniella* est en moyenne de quarante-cinq jours.

Les chenilles saines ou parasitées achèvent leur « montée » (1) 35 jours après l'éclosion ; elles commencent à tisser leur cocon de nymphose le 37e jour et le terminent entre les 37e et 42e jour. A partir de cette date apparaissent parmi les chenilles saines, les premières chrysalides du Lépidoptère ; dans les lots de chenilles parasitées, les Braconides sortent de leur hôte et se nymphosent. Ainsi les chenilles parasitées effectuent le tissage de leur cocon de nymphose dans le même laps de temps que les chenilles saines.

La montée des chenilles, le début et la fin du tissage de leur cocon sont indiqués sur les graphiques par des flèches projetées sur l'axe des abscisses.

### 2. *Les stades du parasite et le taux de parasitisme*

La distribution des divers stades de l'endoparasite est illustrée par la figure 1. Les stades reconnus après dissection des chenilles sont homogènes jusqu'au 28e jour. A partir de ce moment, l'hétérogénéité apparaît. Les larves de fin de premier stade prédominent dans les chenilles parasitées âgées de 21 jours. Ce stade est le stade le plus long. Il en existe encore quelques représentants dans des chenilles âgées de 42 jours, mais le pourcentage est alors très faible. Chez des chenilles âgées de 35 jours, les $L_3$ commencent à apparaître, alors que le nombre de $L_1$ diminue notablement et le nombre de $L_2$ est à son maximum. Au 42e jour de la vie larvaire de l'hôte, 86 p. 100 des larves parasitées sont au troisième stade.

Le taux de parasitisme des lots manipulés est compris entre 85 et 100 p. 100.

### 3. *Évolution pondérale des chenilles*

Le poids frais est exprimé en milligrammes par individu. Il évolue chez les chenilles saines ou parasitées, en fonction de l'âge, selon une courbe en S.

(1) Par analogie avec le ver à soie, on appelle montée le mouvement de la chenille vers un support sur lequel elle s'immobilise pour tisser son cocon de nymphose.

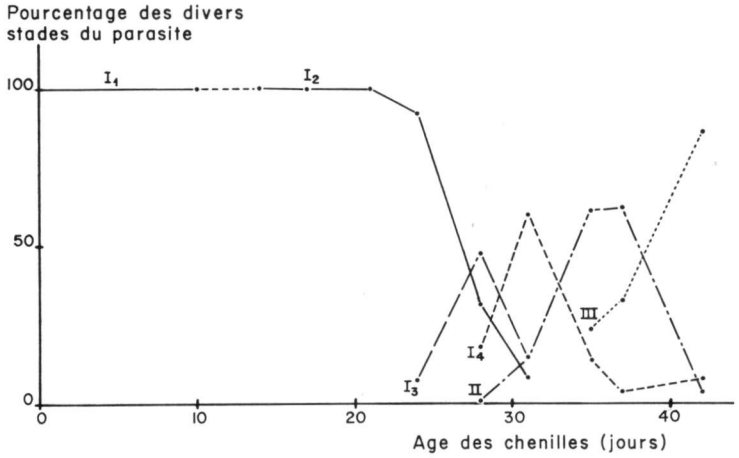



FIG. 1. — *Distribution temporelle et quantitative des stades du parasite au cours du développement des chenilles d'*A. kuehniella

$I_1$, $I_2$, $I_3$, $I_4$ : premier stade larvaire de *P. flavitestacea*
II : deuxième stade larvaire
III : troisième stade larvaire

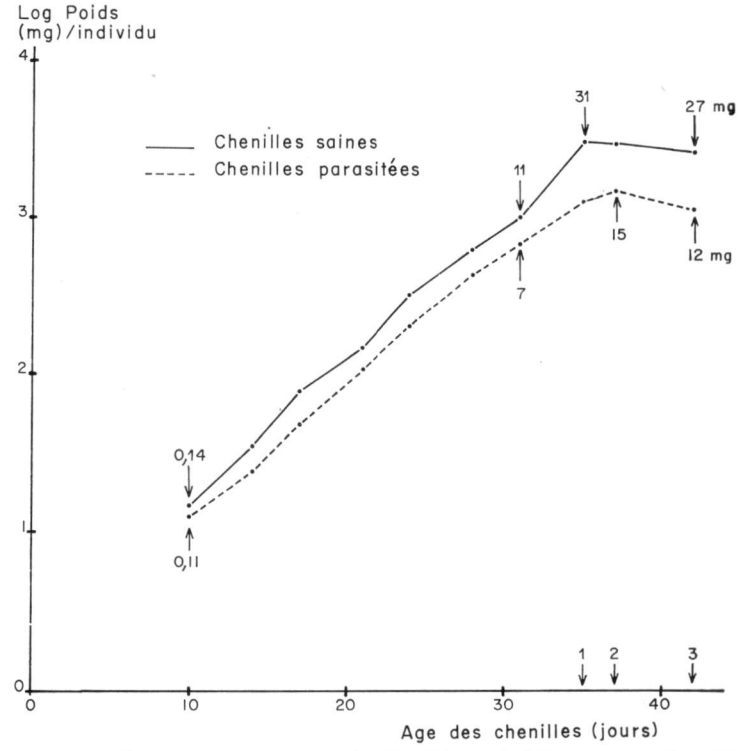



FIG. 2. — *Évolution pondérale des chenilles d'*A. kuehniella *saines ou parasitées par* P. flavitestacea *au cours du développement larvaire*

Ordonnées en nombres logarithmiques
1. montée des chenilles achevée
2. début de tissage du cocon
3. fin de tissage du cocon

a) *Poids des chenilles saines.*

Agée de 10 jours, une chenille saine d'*A. kuehniella* pèse 0,14 mg. Son poids augmente de façon continue jusqu'au 31e jour (11 mg). Dans les cinq jours qui suivent, la croissance pondérale est très importante. En effet, le poids triple et atteint un maximum situé les 35e et 37e jours (31 mg). Ainsi le taux de croissance maximal d'une chenille saine entre le 10e et le 37e jour est de $\frac{31 - 0{,}14}{0{,}14} = 220$. Ensuite le poids diminue progressivement au cours des 8 jours suivants, jusqu'au moment de la nymphose (23 mg). Cette chute de poids, qui précède la nymphose, a été caractérisée chez *Bombyx mori* (BIALASZEWICZ, 1937 ; HUESH et TANG, 1944), chez *Galleria* (TESSIER, 1931).

Ces résultats sont représentés graphiquement figure 2 en nombres logarithmiques. Chaque point de la courbe représente une valeur moyenne. Les valeurs correspondant aux principales étapes de l'évolution pondérale sont indiquées en nombres arithmétiques en regard de la courbe.

b) *Poids des chenilles parasitées.*

Les valeurs pondérales des chenilles parasitées représentent le poids de la chenille hôte et celui du parasite. Il est à noter que l'erreur par excès faite sur le poids de la chenille parasitée et due à la présence de *P. flavitestacea* est très faible durant la presque totalité du développement de ce dernier. En effet, une larve parasite en fin de deuxième stade représente le 1/15 du poids de la chenille parasitée (0,460 mg). Par contre, une larve de troisième stade encore endoparasite atteint environ la moitié du poids de la chenille.

Le poids moyen d'une chenille parasitée passe de 0,11 mg à l'âge de 10 jours à un maximum de 15 mg situé au 37e jour de la vie larvaire. Le taux de croissance maximal est alors de $\frac{15 - 0{,}11}{0{,}11} = 135$. Ensuite le poids de la chenille hôte décroît dans la semaine qui suit, jusqu'a la fin du tissage du cocon de nymphose de l'hôte (12 mg) et la sortie du parasite (fig. 2).

c) *Action du parasite sur l'évolution pondérale.*

L'examen de la figure 2 montre que les poids des chenilles saines et parasitées évoluent parallèlement, mais chez ces dernières le poids est inférieur dès les premiers jours de la vie larvaire. La différence de poids qui existe entre les deux lots s'accentue chez les chenilles âgées de 35 jours au moment où le plus grand nombre de parasites est au stade II et où apparaissent les premières larves de troisième stade. En fin de développement, lors du début du tissage du cocon de nymphose, le poids des chenilles parasitées est moitié de celui des chenilles saines (15 mg). Une analyse de variance confirme, par un test F hautement significatif, l'action du parasite sur l'évolution pondérale de la chenille (tabl. 1). Une telle réduction de poids a été signalée également par COX (1932) chez des chenilles parasitées par *Ascogaster quadridentata* et chez les hôtes de nombreux *Microgasterinae*.

TABLEAU I

*Analyse de variance du poids et des échanges respiratoires, analyse de covariance*

| | | DL | Poids | QR | QR corrigé | $O_2$ | $O_2$ corrigé |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Test F/erreur | Age | 9 | 2060,67** | 9,30** | 8,85** | 340,38** | 36,30** |
| | Traitement | 1 | 291,78** | 2,11* | < 1* | 102,76** | 1,24* |
| | Interaction | 9 | 18,06** | 1,81* | 1,59* | 6,36** | 2,92** |
| | Régression | 1 | | | < 1* | | 21,82** |
| Erreur | Variance | | 0,0030 | 0,0009 | 0,0009 | 0,0101 | 0,0080 |
| | DL | | 79 | 79 | 78 | 79 | 78 |

* Valeur non significative
** Valeur hautement significative

### 4. *Évolution des échanges respiratoires des chenilles*

Rappelons que l'intensité des échanges respiratoires ($Q_{O_2}$ ou $Q_{CO_2}$) est exprimée en mm³ par heure et par individu.

a) *Intensité et quotient respiratoires des chenilles saines.*

Les résultats sont illustrés par la figure 3 A, B, C. L'examen de ce graphique révèle deux phases dans l'évolution de la consommation d'oxygène (fig. 3 A).

— La première phase se caractérise par une augmentation de la consommation. La quantité d'oxygène croît d'abord progressivement du 10e au 24e jour (1 mm³ à 28 mm³) ; puis, après une dépression passagère le 28e jour, elle augmente très rapidement jusqu'à un maximum situé le 35e jour après l'éclosion. Elle atteint à ce moment 80 mm³ par heure et par individu.

— La seconde phase correspond à une diminution rapide de la consommation jusqu'à la nymphose où elle n'atteint plus que 7 mm³.

Les quantités de gaz carbonique rejeté évoluent selon une courbe de forme identique à celle de $Q_{O_2}$, mais les valeurs sont inférieures. L'intensité maximale atteint en effet 60 mm³ (fig. 3. B).

Les valeurs du quotient respiratoire varient significativement avec l'âge des chenilles (tabl. 1). Elles indiquent un métabolisme à tendance nettement lipidique pendant toute la durée du développement larvaire (0,70-0,79), à l'exception des quatre jours précédant la nymphose où la valeur s'abaisse (0,63-0,56).

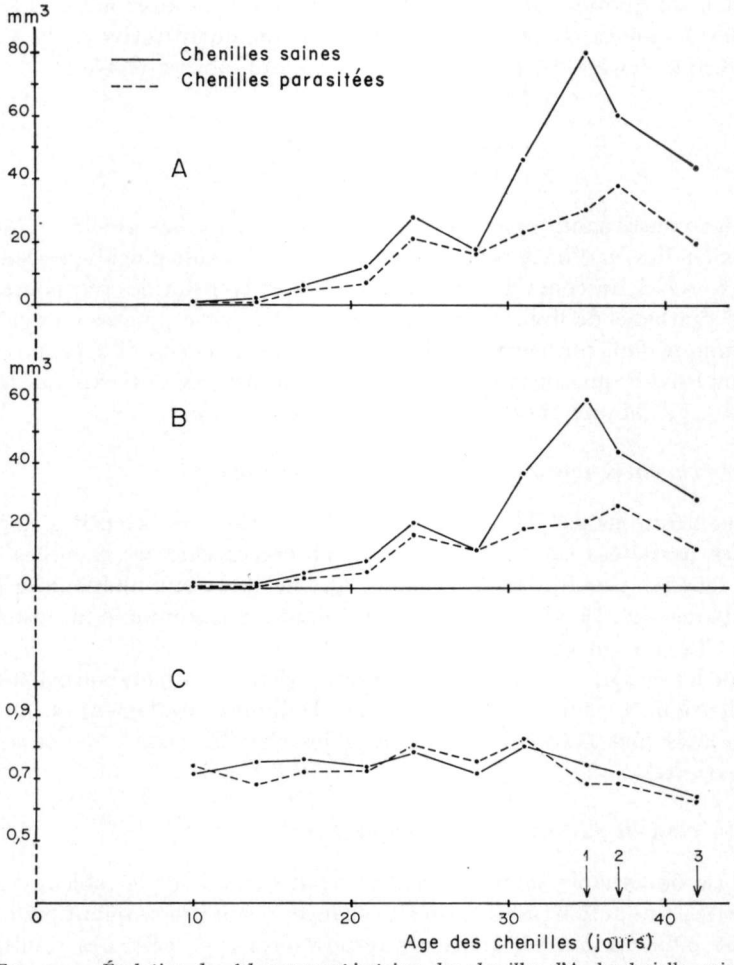



FIG. 3. — *Évolution des échanges respiratoires des chenilles d'*A. kuehniella *saines ou parasitées par* P. flavitestacea *à 20°C*

A. Quantités d'$O_2$ consommé par heure et par individu
B. Quantités de $CO_2$ rejeté par heure et par individu
C. Quotients respiratoires

AGRELL (1947) mesure chez des chenilles d'*A. kuehniella* en fin de développement et élevées sur farine d'avoine, des QR compris entre 0,7 et 0,8. Des QR lipidiques ont été signalés aussi soit chez des chenilles d'espèces différentes nourries de végétaux comme *Bombyx mori* (BALZAM, 1933 ; HUESH et TANG, 1944) et *Lymantria dispar* (BALZAM, 1933), soit chez des imagos nourris de solution sucrée comme des *Vanessa* et *Gonepteryx rhamni* ou bien encore chez des imagos à pièces buccales atrophiées tels que *Galleria melonella*, *Antheraea pernyi* et *Mimas tiliae* (ZEBE, 1953). Mais ce dernier auteur a montré que le QR d'adultes de *Vanessa* ou *Gonepteryx* mis au jeûne, puis en présence d'une solution de glucose de 40 p. 100 atteint une valeur de 1,60 à 2 quelques heures après le repas. Au bout de 36 heures, le QR redevient lipidique. Cette

augmentation du quotient respiratoire après un repas est aussi notée chez *Bombyx mori* par BIALASZEWICZ (1937). Une analyse chimique quantitative de la semoule de blé dur, milieu d'élevage des chenilles d'*A. kuehniella*, nous a révélé :

0,65 p. 100 de lipides
11 — de protides
57 — de glucides

Donc les constituants essentiels de la semoule sont des glucides. Ainsi, qu'il s'agisse de chenilles ou d'imagos de lépidoptères, les aliments glucidiques sont hydrolysés après le repas, au cours du transit intestinal et transformés secondairement en lipides. Les synthèses de lipides à partir des glucides ont été mises en évidence par voie biochimique dans plusieurs cas chez les Insectes (SCOGGIN et TAUBER, 1950). Ce sont ces constituants qui, sous forme de réserves, sont utilisés. Ceci explique les valeurs lipidiques du QR mesuré chez les chenilles d'*A. kuehniella*.

b) *Intensité et quotient respiratoires des chenilles parasitées.*

Nous ne décrirons pas de façon détaillée l'évolution des intensités respiratoires des chenilles parasitées car les deux phases observées chez les chenilles saines se retrouvent ici (fig. 3 A, B). Dès le 14e jour, $Q_{O_2}$ et $Q_{CO_2}$ sont inférieurs à ceux des larves non parasitées. De plus, le pic correspondant au maximum d'intensité est plus tardif ($Q_{O_2}$ : 38 mm³ au 37e jour).

Les valeurs du QR des chenilles parasitées reflètent un métabolisme à tendance lipidique identique à celui des chenilles saines. Il diminue également en fin de développement, mais plus précocement que chez les chenilles saines (8 jours avant la sortie du parasite).

c) *Action du parasite sur les échanges respiratoires.*

L'analyse de variance dont les résultats sont donnés sur le tableau 1 confirme que le parasite a une action positive sur les échanges respiratoires quantitatifs (fig. 4 A) mais aucune influence sur les quotients respiratoires (fig. 4 B). Ces résultats, ainsi que la valeur hautement significative du test F de l'influence du parasite sur le poids nous ont conduit à faire une analyse de covariance, afin de voir si les différences quantitatives observées entre les chenilles saines et parasitées pour $Q_{O_2}$ ou $Q_{CO_2}$ restaient significatives lorsque les poids des deux groupes étaient égaux. Les valeurs du test F, après correction en fonction du poids, sont données dans les colonnes du tableau 1, dénommées QR corrigé, $O_2$ corrigé. Celles se rapportant à $CO_2$ corrigé ne sont pas indiquées, car elles sont identiques en ordre de grandeur et en signification aux valeurs de $Q_{O_2}$. Les moyennes corrigées des quantités d'oxygène consommé sont représentées graphiquement figure 5. Il ressort de ce graphique, comparé à la figure 4 représentée dans les mêmes coordonnées, et des valeurs du tableau 1, que *P. flavitestacea* n'a pas d'action directe sur les échanges respiratoires. Le parasite agit uniquement sur les quantités d'oxygène ou de gaz carbonique par l'intermédiaire du poids frais. En effet chez les insectes, les échanges respiratoires sont en relation étroite avec le poids frais au cours de la vie larvaire (BIALASZEWICZ, 1937 ; FOURCHE, 1967, 1969).

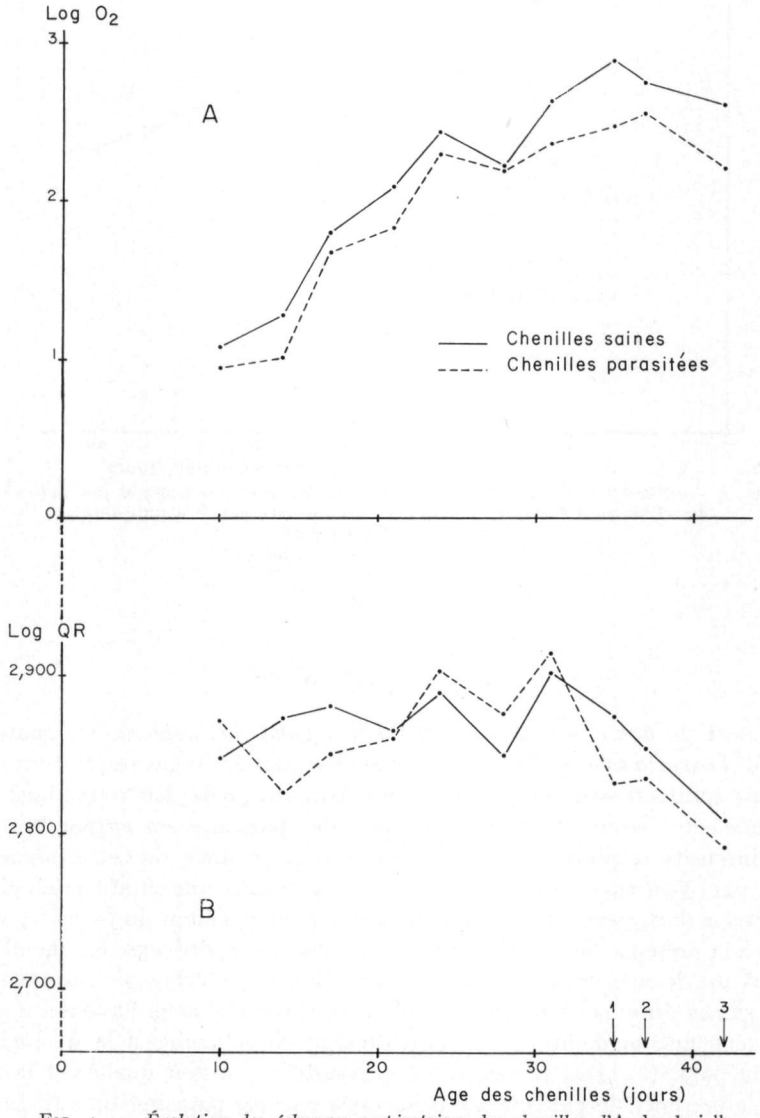



FIG. 4. — *Évolution des échanges respiratoires des chenilles d'*A. kuehniella *saines ou parasitées par* P. flavitestacea, *à 20°C*

Ordonnées en nombres logarithmiques

A. Quantités d'$O_2$ consommé en $mm^3$ par heure et par individu

B. Quotients respiratoires

1. montée des chenilles achevée
2. début de tissage du cocon
3. fin de tissage du cocon

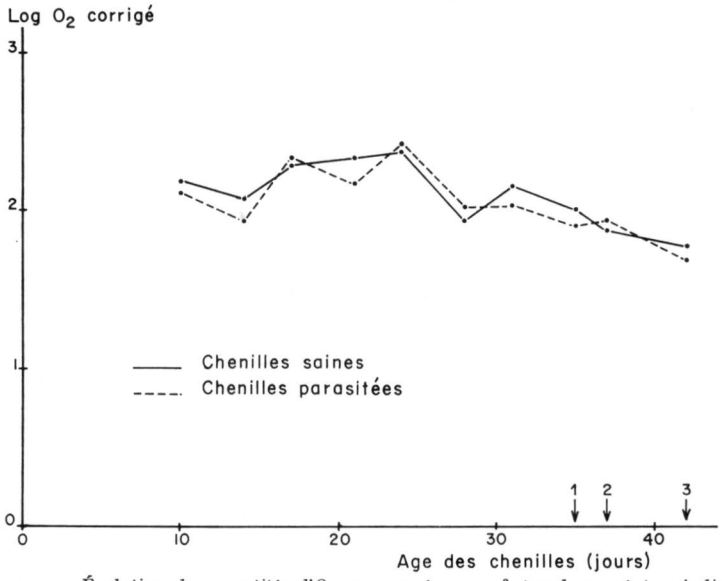



FIG. 5. — *Évolution des quantités d'$O_2$ consommé en mm³ par heure et par individu des chenilles d'*A. kuehniella *saines ou parasitées par* P. flavitestacea, *après correction du poids*
1. montée des chenilles achevée
2. début de tissage du cocon
3. fin de tissage du cocon

## III. — DISCUSSION

Il ressort de nos observations que *Phanerotoma flavitestacea*, endoparasite des chenilles d'*Anagasta kuehniella*, a une influence sur les échanges respiratoires quantitatifs, mais indirectement et par l'intermédiaire du poids. En 1963, dans le cadre d'une étude sur l'élimination physiologique des parasites en surnombre, FISHER mesure l'intensité respiratoire de chenilles de dernier stade de cette même espèce, parasitée par *Nemeritis canescens*. Cet auteur constate une chute graduelle de la consommation d'oxygène au fur et à mesure du développement du parasite, et semble l'imputer à la présence de l'endoparasite. Or, dans ces expériences, les chenilles parasitées sont au dernier stade, stade au cours duquel les échanges respiratoires des chenilles saines diminuent jusqu'à la nymphose, comme nous l'avons montré plus haut. De plus, aucune mention n'est faite du poids des chenilles à la fin du développement du parasite. Dans ce cas, il est impossible de savoir quelle est la part qui revient à la présence du parasite, au poids de la chenille parasitée ou à la diminution prénymphale dans la chute de la consommation d'oxygène. GERIG (1967) note que le parasitisme par les jeunes stades (œuf, $L_1$ à $L_3$) de l'ichneumonide *Phytodietus griseana* PERK. n'influence pas le métabolisme respiratoire des chenilles de *Zeiraphera diniana* GN. Il ressort de l'ensemble de ces travaux que la présence d'endoparasites ne modifie vraisemblablement pas les échanges respiratoires quantitatifs des hôtes. Dans le cas particulier que nous avons étudié il n'a donc pas été possible de révéler par des repères respirométriques des modifications physiologiques correspondant aux différentes phases du développement endoparasite.

Les quotients respiratoires des chenilles parasitées ne semblent pas non plus modifiés. Ils reflètent un métabolisme lipidique identique à celui des chenilles saines. Ceci indique que, malgré la présence du parasite le tissu adipeux demeure le fournisseur des lipides utilisés par la chenille pour libérer l'énergie nécessaire à son développement.

Le poids de la chenille d'*A. kuehniella* est modifié par la présence de l'endoparasite dès les premiers jours de la vie larvaire. La croissance pondérale, plus faible que celle de la chenille saine, est moitié moindre en fin de développement. Cette différence constatée dans la dynamique du développement doit trouver son origine dans des perturbations de la physiologie alimentaire et métabolique de l'hôte. En effet, ainsi que nous l'avons signalé plus haut, les chenilles parasitées tissent leur cocon de nymphose au terme d'un délai égal à celui que mettent les chenilles saines pour tisser le leur ; elles effectuent ce tissage au même stade. Ceci nous amène à envisager trois hypothèses sur l'action du parasite sur la physiologie alimentaire et métabolique de l'hôte. *P. flavitestacea* peut intervenir soit au niveau de la prise alimentaire, soit au niveau du métabolisme en provoquant des phénomènes de carence, ou bien encore au niveau de ces deux phénomènes simultanément.

L'hypothèse d'une prise alimentaire quantitativement plus faible chez les chenilles parasitées est le premier phénomène à envisager. Il peut couvrir toute la durée

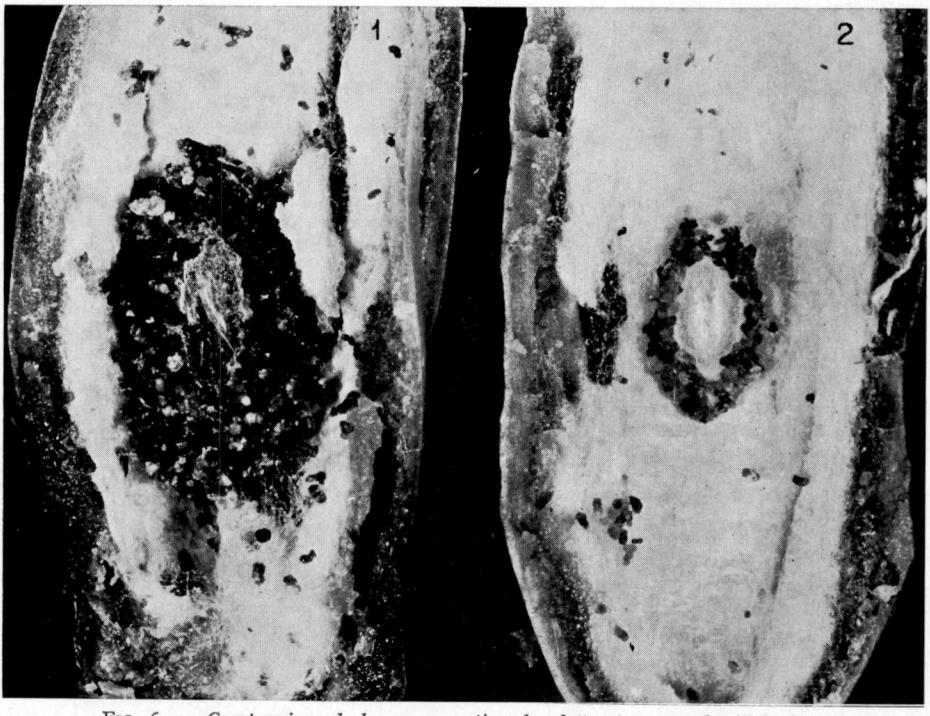



FIG. 6. — *Comparaison de la consommation des dattes par une chenille saine et une chenille parasitée d'*Ectomyelois ceratoniae

Dans la datte 1, qui a abrité une chenille saine, d'abondants excrétats entourent le cocon de nymphose du papillon. Par contre, dans la datte 2, les fèces rejetées par une chenille, parasitée par *Phanerotoma flavitestacea*, sont en nombre plus faible autour du cocon du parasite.

du développement ou seulement une période déterminée. Cette première hypothèse trouve son appui sur une observation de BILIOTTI et DAUMAL. Ces auteurs ont constaté qu'autour du cocon de nymphose d'*Ectomyelois ceratoniae* construit dans des dattes, la quantité d'excrétats d'une chenille de cette espèce parasitée par *P. flavitestacea* était nettement plus petite que celle d'une chenille saine (communication personnelle) (fig. 6). A cette observation s'ajoutent les travaux de HARBO et KRAFT (1969) sur *Laspeyresia toreuta*. Ils signalent que des chenilles de cette espèce parasitées par *Phanerotoma toreutae* mangent moins de graines de pin que les chenilles saines. La différence portant sur le nombre total de graines mangées est statistiquement significative.

Le second phénomène à considérer est l'existence de perturbations métaboliques de la chenille parasitée. Elles peuvent se traduire par une carence alimentaire qualitative ou quantitative de l'hôte provoquée par le parasite lors de l'assimilation et la mise en place des réserves. Elle pourrait être due à la déviation de certains constituants de la nutrition de l'hôte au profit du parasite qui les utiliserait à des fins personnelles pour sa croissance. Ces cas de carence éventuelle de l'hôte due à l'alimentation du parasite seraient tout à fait comparables aux carences produites par une déficience du milieu d'élevage qui ont pour effet de diminuer notablement le taux de croissance (RICHARDSON, 1926 ; HOUSE, 1960).

Une étude plus précise de ces problèmes est envisagée ultérieurement afin de compléter ces premiers résultats.

*Reçu pour publication en juillet 1970.*

## REMERCIEMENTS

J'adresse mes plus vifs remerciements à M. ARNOUX, directeur du Service de Biométrie du C. N. R. A. à Versailles, qui a effectué l'analyse statistique des résultats expérimentaux, et qui m'a guidée dans leur interprétation.

Je remercie Mlle MAINGUET, biochimiste au laboratoire d'Entomologie de la Faculté des Sciences d'Orsay qui a fait l'analyse quantitative de la semoule de blé.

## SUMMARY

### ACTION OF AN OVO-LARVAL PARASITE, *PHANEROTOMA FLAVITESTACEA* FISH. (HYM. *BRACONIDAE*) ON THE PHYSIOLOGY OF ITS HOST, *ANAGASTA KUEHNIELLA* ZELL. (LEP. *PYRALIDAE*)

Some physiological characters are considered in healthy caterpillars of *Anagasta kuehniella* (Lep. PYRALIDAE) bred at 20°C. :

— Weight evolution and respiratory exchanges during all its larval life (since hatching to the spinning of the cocoon).
— Duration of larval development.

A comparison is made with the same characters in parasitized caterpillars. The rate of parasitism and time of occurrence of the three successive larval instars of the parasite are assessed by dissection.

It appears that the weight of parasitized caterpillars is lower than that of healthy larvae, since the first days of larval life, the ratio being of 1 to 2 by the time of cocoon spinning.

Respiratory quotients are not changed and reveal a lipidic metabolism. The amounts of consumed oxygen and rejected carbon dioxyde are modified by the parasitism but only on the basis of weight differences.

Possible causes of observed modifications are considered and discussed.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGRELL I., 1947. Some experiments concerning thermal adjustment and respiratory metabolism in insects. *Arkiv. Zool.*, **39** A (10), 1-48.

BALZAM N., 1933. Untersuchungen über den Stoff und Energiewechsel in der Entwicklung der Insekten. II. Das Verhältnis zwischen der Wärmeproduktion und den respiratorischen Vorgangen während der postembryonalen Entwicklung der Insekten (*Lymantria dispar* L. und *Bombyx mori* L.) *Acta Biol. Exptl.*, **8** (6), 59-72.

BEESON C. F. C., CHATTERJEE N., 1935 *a*. On the biology of the Braconidae. *Indian Forest Rec. New Ser., Ent.*, **1**, 105-138.

BIALASZEWICZ K., 1937. Recherches sur le métabolisme chimique et énergétique au cours du développement des insectes. V. Sur la respiration du ver à soie et sur l'effet calorique de la croissance. *Acta Biol. Exptl.*, **11**, 228-272.

BILIOTTI E., DAUMAL J., 1969. Biologie de *Phanerotoma flavitestacea* FISHER (HYM. BRACONIDAE). Mise au point d'un élevage permanent en vue de la lutte biologique contre *Ectomyeloïs ceratoniae* ZELL. *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **1**, 379-394.

CLAUSEN C. P., 1940. *Entomophagous insects*. Hafner Publishing Company, New York, 21-53.

COX J. A., 1932. *Ascogaster carpocapsae* VIERICK, an important larval parasite of the codling moth and oriental fruit moth. *N. Y. State Agr. Expt. Sta. Tech. Bul.*, **188**, 26 pp.

FISHER R. C., 1963. Oxygen requirements and the physiological suppression of supernumerary insect parasitoids. *J. Exp. Biol.*, **40**, 531-540.

FOURCHE J., 1967. Le déterminisme des mues et des métamorphoses chez *Drosophila melanogaster*. Influence du jeûne et de la fourniture d'ecdysone. *Arch. Anat. Micr. Morphol. exper.*, **56**, 141-152.

FOURCHE J., 1969. Les relations entre la consommation d'oxygène et la morphogenèse au cours du développement de deux insectes holométaboles : *Drosophila melanogaster, Bombyx mori*. *Ann. Biol.*, **8**, 333-367.

GERIG L., 1967. Physiologische Untersuchungen am Grauen Lärchen Wickler *Zeiraphera diniana* GN ( = *griseana* HB.) während einer Periode der Massenvermehrung. I. Biometrische und respirometrische Untersuchungen. *Z. angew. Entomol.*, **59**, 187-211.

HARBO J. R., KRAFT J., 1969. A study of *Phanerotoma toreutae*, a parasite of the Pine cone moth, *Laspeyresia toreuta*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **62**, 214-220.

HAWLITZKY N., 1969. Incidence de deux germes pathogènes sur quelques caractères physiologiques des larves de troisiéme stade de *Melolontha melolontha* L. (Col. *Scarabeidae*). *Ann. Zool.-Écol. anim.*, **1**, 149-181.

HOUSE H. L., 1960. Insect diseases resulting from malnutrition. *Proc. Entom. Soc. Ontario*, **91**, 13-22.

HUESH T. Y., TANG P. S., 1944. Physiology of the silkworm. Growth and respiration of *Bombyx mori* during its entire life cycle. *Physiol. Zool.*, **17**, 71-78.

LE BERRE J. R., HAWLITZKY N., 1967. Description d'une méthode de mesure des échanges respiratoires chez l'insecte entier. *Bull. Soc. Biol. Fr.*, **161**, 999-1004.

RICHARDSON C. H., 1926. A physiological study of the growth of the mediterranean flour moth (*Ephestia kuehniella* ZELLER) in wheat flour. *J. Agric. Res.*, **32**, 895-929.

SCOGGIN J. K., TAUBER O. E., 1950. Survey of literature on insect lipids. *Iowa, Stat. Coll. J. Sci.*, **25**, 99-124.

TEISSIER G., 1931. Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des insectes. *Trav. Stat. Roscoff*, **9**, 29-338.

ZEBE E., 1953. Über den respiratorischen Quotienten der Lepidopteren. *Naturwiss.*, **40**, 298.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 595-605.

# ÉTUDE DE LA NUTRITION AZOTÉE DE *PHRYXE CAUDATA* R. TACHINAIRE PARASITE DE *THAUMETOPOEA PITYOCAMPA*

## I. — Comparaison des aminoacidémies de deux hôtes possibles : « T. pityocampa » et « G. mellonella » a différents stades physiologiques

G. BONNOT et B. DELOBEL
avec la collaboration technique de Mme Josette Guillaud

*Laboratoire de Biologie,*
*Institut national des Sciences appliquées, 69 - Villeurbanne*

RÉSUMÉ

La larve du premier stade de *Phryxe caudata*, en raison de l'absence d'activité protéolytique constatée tant dans les extraits d'organes (tubes digestifs et glandes salivaires) que dans le milieu intérieur de l'hôte qui l'héberge, a pour principale source alimentaire protidique les acides aminés libres de l'hémolymphe de l'hôte. Les analyses de ces aminoacides libres chez trois hôtes possibles pour des larves de premier stade de *P. caudata* (*T. pityocampa* en procession de nymphose et huit jours après nymphose et chez *G. mellonella* avant tissage du cocon) sont comparées à celles réalisées sur *G. mellonella* après filage, où le développement du parasite ne peut s'effectuer.

On a pu ainsi mettre en parallèle l'absence de développement parasitaire avec des différences globales d'aminoacidémie et des carences sur des acides aminés particuliers : glutamine et histidine surtout.

Ces bilans permettent en outre de cerner l'importance du métabolisme intermédiaire de l'hôte en fonction des phénomènes physiologiques et, surtout, de définir les besoins nutritionnels de *P. caudata*.

## I. — INTRODUCTION

De nombreux insectes, principalement en raison de la rapidité de leur croissance pondérale, présentent des exigences nutritionnelles strictes. Par exemple, Mitlin et Wiygul (1969) ont montré qu'*Anthonomus grandis* était capable de synthétiser la thréonine à partir du tryptophane, bien que, selon Vanderzant (1965), ces deux acides aminés soient requis dans le régime de cet insecte. Il semble donc que le métabolisme intermédiaire n'ait pas une efficacité suffisante pour adapter des apports nutritionnels déséquilibrés aux exigences anaboliques. Ce sont d'ailleurs de sem-

blables considérations qui ont conduit ROCK et KING (1967 *a* et 1967 *b*) à baser l'établissement d'un régime artificiel sur les résultats de l'analyse d'hydrolysats totaux de l'insecte à élever. Cependant la composition en acides aminés de la diète n'est pas le seul facteur important de l'alimentation protidique : la forme sous laquelle se présente la ration en est une autre. Ainsi, comme l'ont montré LECLERC et LOPEZ-FRANCOS (1966) un hydrolysat de caséine se révèle être un aliment dix fois moins efficace que la caséine elle-même.

Ces considérations nous ont conduits à envisager la mise au point d'une alimentation protidique convenant à l'insecte en lui fournissant, aussi fidèlement que possible, les nutriments dont il dispose effectivement lorsqu'il se développe grâce à son alimentation naturelle. La résolution d'un tel problème par une méthode analytique permet la définition d'un régime nutritionnellement satisfaisant, mais toujours complexe. Dans un second temps, il pourra être simplifié, voire amélioré, en fonction des résultats obtenus par un protocole expérimental empirique.

Le problème de l'alimentation protidique de *Phryxe caudata*, en ce qui concerne la larve du premier stade, semble relativement simple. En effet, nous avons étudié sur plaquettes Auxotab (BUISSIÈRE *et al*, 1967) diverses activités enzymatiques, soit dans des broyats totaux, ou de glandes salivaires ou d'intestin de *P. caudata*, soit dans l'hémolymphe de l'hôte, en fonction du stade de développement du parasite. Il apparaît que la larve de *P. caudata* au premier stade ne présente que peu d'activités enzymatiques et que, en particulier, aucune activité protéasique n'est alors décelable, ni dans les broyats, ni dans le milieu interne de l'hôte. On est alors en droit de penser que, si elle est incapable d'effectuer de protéolyse, la larve du premier stade s'alimente en protides aux dépens des éléments directement assimilables de l'hémolymphe : acides aminés libres et oligopeptides.

*P. caudata* qui dans la nature parasite *Thaumetopoea pityocampa* est élevée au laboratoire sur *Galleria mellonella* (DELOBEL et LAVIOLETTE, 1969 ; DELOBEL, 1970). Cet élevage est stable et se maintient depuis vingt générations. Nous disposons ainsi de deux Lépidoptères convenant au développement de *P. caudata*.

Nous avons donc analysé les acides aminés de l'hémolymphe de ces hôtes possibles au moment où ils peuvent effectivement être parasités par une larve de premier stade.

Par contre, nous avons remarqué que les larves de *G. mellonella* ayant filé avant la ponte du parasite ne convenaient guère à son développement. S'il nous a paru intéressant d'analyser les milieux externes convenables afin de tenter de les reproduire, il convenait de déterminer si l'hémolymphe des chenilles âgées ne révélait pas certaines carences.

## II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1. *Origine des insectes*

Les chenilles de *T. pityocampa* ont été récoltées dans le Parc départemental de Parilly (Rhône) en cours de procession les 26 mars 1969 et 12 mai 1970.

Les larves de *G. mellonella* sont élevées au laboratoire sur cire et pollen à 27,5°C. Des lots homogènes d'insectes sont obtenus en choisissant des individus ayant atteint un stade physiologique précis : soit 4-5 jours après la dernière mue larvaire (maximum de poids), soit lorsque les larves encore mobiles ont achevé leur cocon.

### 2. *Saignée des animaux*

Des chrysalides âgées de huit jours de *T. pityocampa* sont saignées par piqûre de la cuticule au niveau des ébauches buccales. La goutte d'hémolymphe est alors recueillie avec une pipette.

Les chenilles sont saignées par piqûre du vaisseau dorsal, suivie d'une centrifugation à froid sous huile de paraffine. Cette centrifugation est réalisée dans un panier dont les parois sont en tubes de PCV (1) et dont le fond est un disque de polyéthylène fritté Whatman (fig. 1). Avant chaque utilisation les pores du disque sont vidés d'air et remplis d'huile de paraffine par application d'un vide prolongé. L'hémolymphe ainsi recueillie à l'abri de l'air ne mélanise que lentement. Prélevée à la seringue au fond du tube elle est immédiatement diluée par un volume égal d'une solution 10 millimolaire de norleucine destinée à pondérer les résultats des analyses.

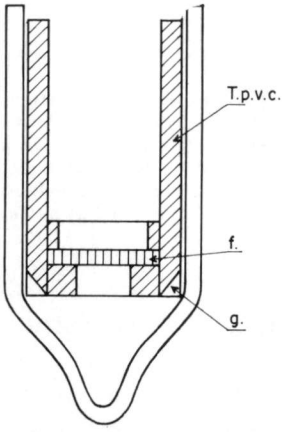



FIG. 1. — *Panier à centrifuger en place dans son tube*
Tpvc : Tube en polychlorure de vinyle
f : Disque fritté
g : Gorge

### 3. *Préparation des échantillons*

La déprotéinisation est effectuée par dialyse des hémolymphes contre de l'eau distillée.

La cellule de dialyse utilisée à cet effet est formée de deux flasques tournées dans du plexiglass, présentant chacune une cavité cylindrique. Ces deux flasques sont serrées sur un disque de membrane de dialyse. Les deux cavités en regard forment alors deux compartiments séparés par

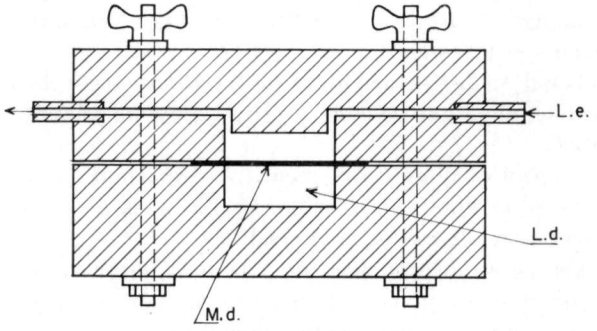



FIG. 2. — *Cellule de dialyse*
L.e. : liquide d'entraînement
M.d. : membrane de dialyse
L.d. : liquide à dialyser

(1) Polychlorure de vinyle.

la membrane. Le liquide à dialyser (1,8 ml) est placé dans l'un de ces compartiments alors que dans l'autre le liquide d'entraînement circule grâce aux tubulures latérales (fig. 2). L'ensemble est maintenu à 0°C par immersion dans de la glace fondante.

L'eau ayant entraîné les substances dialysables est éliminée à 40°C en évaporateur rotatif. Les extraits sont repris dans de l'eau distillée, partagée en deux fractions qui sont chacune évaporées à sec.

La première est reprise dans HCl 0,1 N glycériné à 12,5 p. 100 pour être chromatographiée directement.

La seconde, reprise en HCl 6 N dans un tube Pyrex est scellée sous vide et hydrolysée à 120°C pendant vingt heures.

L'hydrolysat est évaporé à sec, sous vide, dans un dessiccateur contenant $P_2O_5$ et NaOH, puis repris par HCl 0,1 N glycériné et analysé.

#### 4. *Analyse des acides aminés*

L'analyse des acides aminés est réalisée par chromatographie en vingt heures, sur un analyseur Technicon, selon la technique précédemment décrite (BONNOT, DELOBEL, 1970). Pour identifier certains pics, nous avons été amenés à chromatographier de nouveaux standards : éthanolamine, phosphothréonine, phosphosérine, acide lévulinique, acide δ-aminolévulinique, créatine et créatinine. Nous avons eu recours à la chromatographie sur couches minces pour confirmer l'absence de créatinine, créatine et cynurénine, par l'utilisation de réactifs plus spécifiques.

## III. — RÉSULTATS

Nous avons pu identifier et doser dans nos divers extraits 31 acides aminés (tabl. 1). En plus des pics correspondant à ces aminoacides d'autres pics apparaissent sur les chromatogrammes ; les uns disparaissant après hydrolyse correspondent à des peptides, amides ou composés phosphorylés, les autres, n'apparaissant parfois qu'après hydrolyse, correspondent à des acides aminés et à des amines.

### 1. *Composés hydrolysables*

Les hémolymphes de *T. pityocampa* et *G. mellonella* présentent avant hydrolyse sept ou huit pics mal définis entre taurine et acide aspartique, qui peuvent être attribués à des composés phosphorylés et des peptides acides. D'autre part, elles possèdent en commun un pic aigu, de Rf = 53,8 et $W_R$ = 1,01 pour les deux espèces, apparaissant entre norleucine et tyrosine.

Par ailleurs l'analyse de l'hémolymphe de *G. mellonella* révèle deux pics de forte taille avant la valine, alors que celle de *T. pityocampa* ne présente que deux petits pics après la valine.

Par contre, un peptide quantitativement très important apparaît chez *T. pityocampa* entre acide aspartique et thréonine. Ce pic nous a d'ailleurs empêchés de mesurer la thréonine dans le cas de la chrysalide.

Les deux espèces étudiées possèdent à la fois glutamine et asparagine, non séparés de la sérine, que l'on ne peut alors doser. L'augmentation des acides aspartique et glutamique après hydrolyse permet d'évaluer les quantités respectives d'asparagine et de glutamine.

D'une façon générale, ainsi qu'en rend compte la comparaison des quantités totales d'acides aminés avant et après hydrolyse, l'hémolymphe de *T. pityocampa* est plus riche en peptides dialysables que celle de *G. mellonella*.

TABLEAU I

*Les résultats d'analyses d'hémolymphe sont exprimés en micromoles par ml*
*Ceux de l'analyse de l'hydrolysat total de cocon*
*sont exprimés en micromole par mg de soie*

| | | *Thaumetopoea pityocampa* | | | | *Galleria mellonella* | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Chenille | | Chrysalide | | Chenille | Avant | Après | Filage | Cocon |
| | | NH | H | NH | H | NH | H | NH | H | H |
| 1 | Acide cystéique | + | + | ? | + | 0,20 | 0,30 | + | + | |
| 2 | Phospho-éthanolamine | 0,80 | 0 | ? | 0 | 2,45 | 0 | 10,80 | | |
| 3 | Taurine | + | + | ? | 1,05 | 6,55 | 6,70 | + | + | |
| 4 | Méthionine sulfoxyde | ? | + | ? | 1,50 | ? | 0,80 | 1,90 | 1,17 | |
| 5 | Acide aspartique | 0,40 | 1,00 | 0,50 | 1,85 | 0,25 | 1,70 | 0,10 | 1,80 | 0,59 |
| 6 | Thréonine | 3,25 | 3,25 | ? | 1,85 | 2,65 | 2,65 | 1,80 | 2,25 | 0,13 |
| 7 | Sérine | | | | | | | | | |
| 8 | Homosérine | + | + | + | + | 0,10 | 0,05 | + | 0,05 | |
| 9 | Acide glutamique | 4,30 | 28,75 | 0,20 | 12,00 | 1,20 | 15,05 | 0,15 | 1,70 | 0,22 |
| 10 | Proline | 25,40 | 23,85 | 6,80 | 4,20 | 31,30 | 30,20 | 37,75 | 38,70 | 0,24 |
| 11 | Citruline | + | + | + | + | 0,05 | 0,05 | — | 0,20 | |
| 12 | Glycocolle | 3,10 | 3,80 | 3,50 | 3,95 | 2,85 | 3,70 | 3,95 | 5,10 | 2,26 |
| 13 | Alanine | 3,60 | 3,95 | 4,55 | 4,90 | 4,90 | 9,25 | 6,15 | 7,40 | 1,52 |
| 14 | Acide α-aminobutyrique | + | + | + | 0,15 | 2,00 | 2,40 | + | + | |
| 15 | Glucosamine | — | + | — | + | 0,70 | 0,85 | — | + | |
| 16 | Valine | 4,75 | 5,00 | 2,55 | 2,80 | 1,70 | 1,85 | 0,45 | 1,50 | 0,33 |
| 17 | Cystine | — | — | + | + | — | — | — | — | — |
| 18 | Méthionine | + | + | 0,90 | 2,55 | 0,30 | 1,05 | — | + | 0,01 |
| 19 | Cystathionine | + | + | 1,35 | 1,05 | 3,00 | 3,05 | 1,10 | 0,30 | |
| 20 | Isoleucine | 2,15 | 2,20 | 1,25 | 1,30 | 0,35 | 0,50 | + | 0,70 | 0,26 |
| 21 | Leucine | 1,20 | 1,25 | 1,85 | 1,80 | 0,70 | 0,80 | + | 0,95 | 0,47 |
| 22 | Tyrosine | 1,25 | 17,35 | 5,90 | 8,45 | 0,05 | 7,40 | + | 13,65 | 0,03 |
| 23 | Phénylalanine | 0,80 | 0,90 | 0,40 | 0,35 | 0,45 | 0,50 | 0,15 | 0,75 | 0,02 |
| 24 | β-alanine | 3,65 | 4,15 | 2,05 | 3,90 | 0,90 | 1,00 | — | + | |
| 25 | Homocystine | + | + | + | + | 0,05 | 0,05 | + | 0,05 | |
| 26 | Acide γ-aminobutyrique | 0,15 | 0,10 | 0,15 | 0,50 | 0,60 | 0,70 | 0,65 | 0,45 | |
| 27 | Éthanolamine | + | 1,15 | 0,10 | 4,45 | 0,75 | 3,20 | 1,60 | 11,90 | |
| 28 | Ornithine | + | + | + | + | 1,05 | 1,20 | 0,65 | 0,80 | |
| 29 | Lysine | 3,65 | 3,70 | 8,65 | 7,65 | 4,20 | 4,35 | 3,60 | 5,85 | 0,03 |
| 30 | 1-méthyl-histidine | 0,70 | 0,60 | 0,50 | 0,55 | 0,05 | 0,10 | 0,10 | 0,10 | |
| 31 | Histidine | 11,40 | 13,50 | 7,20 | 6,30 | 5,25 | 6,40 | 0,50 | 0,80 | 0,01 |
| 32 | Arginine | 1,75 | 1,70 | 3,70 | 5,20 | 1,30 | 1,50 | 1,80 | 2,65 | 0,90 |
| A | Total * | 78,25 | 122,20 | 60,00 | 84,20 | 79,20 | 110,70 | 76,00 | 101,10 | 8,10 |
| B | 2 + 10 + 27 | 26,20 | 25,00 | 6,90 | 8,60 | 34,50 | 33,40 | 50,15 | 50,60 | |
| | A-B | 52,05 | 97,20 | 53,10 | 75,60 | 41,70 | 77,30 | 25,85 | 49,50 | |

NH : non hydrolysé
H : hydrolysé
— : substance non détectée
+ : substance détectée comme trace non dosable
? : mesure impossible en raison de la superposition de pics (peptides et amides en particulier)
* : dans les totaux les quantités de sérine avant et après hydrolyse ont été supposées égales

### 2. *Acides aminés non identifiés ou amines*

Tous nos chromatogrammes d'hémolymphe avant et après hydrolyse présentent un pic après l'histidine. Sa position, d'après la littérature, suggère qu'il puisse s'agir de 3-méthyl histidine. L'aire de ce pic demeure toujours inférieure à celle du pic de 1-méthyl histidine.

On constate après hydrolyse l'apparition d'un pic dont les caractéristiques sont semblables à celles de l'acide lévulinique.

De plus, des pics correspondant à des substances basiques, et dont la nature diffère pour les deux espèces, apparaissent entre histidine et arginine. Chez *T. pityocampa* l'un d'eux pourrait correspondre à la canavanine, mais faute de preuves complémentaires, il semble difficile d'admettre qu'il puisse s'agir effectivement de cette substance éminemment toxique. La nature des autres pics demeure inconnue. Nos essais de chromatographie complémentaire sur couche mince nous permettent d'affirmer qu'ils ne sont pas dus à la présence de créatine, créatinine ou glycocyamine. Par contre, l'hémolymphe hydrolysée de *G. mellonella* montre sur couche mince une tache révélable au réactif de Sakaguchi, spécifique des groupements guanidino, ne correspondant ni aux substances citées plus haut ni à l'arginine.

Nous avons également analysé un hydrolysat total de cocon afin de tenter d'expliquer les importantes variations observées au moment du filage.

## IV. — DISCUSSION

Nos résultats constituent des bilans de l'aminoacidémie de deux insectes à deux stades physiologiques précis particulièrement importants pour le développement de leur parasite commun.

Les comparaisons tirées de ces bilans peuvent être de deux ordres : d'une part, au sein d'une même espèce, elles nous renseignent sur le métabolisme de cette espèce ; d'autre part la comparaison de trois hémolymphes permettant le développement de *P. caudata*, avec une quatrième qui ne le permet que difficilement, apporte des informations quant aux besoins nutritionnels du parasite.

### 1. *Aspects du métabolisme des hôtes*

Les deux Lépidoptères étudiés ont en commun la présence dans leur hémolymphe de diverses substances précisant certains aspects du métabolisme.

*Voie de la cystathionine.*

On constate l'existence de cystathionine chez ces deux insectes, contrairement aux observations de WYATT *et al.* (1956) sur *G. mellonella* et à des taux analogues à ceux trouvés chez *Bombyx mori* par KAWASE (1964), (1966). Cette accumulation de cystathionine pourrait s'expliquer, comme l'a montré KONDO (1962) chez *Bombyx mori* par une faible activité de la cystathionase, hypothèse renforcée par la présence en petite quantité d'homocystine et l'absence quasi générale de la cystine. Il faut cependant noter la présence d'homosérine (déjà décelée chez un Lépidoptère par VARSHNEY et SUNDARAM, 1968), ainsi que de son dérivé métabolique (GILMOUR,

1965) : l'acide α-aminobutyrique, qui seraient susceptibles de provenir du clivage de la cystathionine sous l'action de la cystathionase. Ces deux substances peuvent toutefois avoir une origine alimentaire puisque DURZAN (1968) les décrit dans le feuillage de résineux et que nous les avons trouvées en abondance, à l'état libre, dans le pollen.

*Proline et tyrosine.*

Chez *G. mellonella* et *T. pityocampa* nous constatons avant la mue une accumulation progressive dans l'hémolymphe de proline libre (plus de 30 p. 100 des acides aminés libres) et de tyrosine liée (12 à 14 p. 100 des acides aminés totaux). Ces observations sont en accord avec celles de HACKMAN (1958) qui a montré le stockage puis l'utilisation de ces deux acides aminés lors de la formation de la cuticule ; KARLSON (1960) a de plus démontré l'incorporation directe de la tyrosine marquée dans les protéines cuticulaires. Nous notons d'ailleurs chez *T. pityocampa* un effondrement des taux de proline libre et de tyrosine liée après la mue nymphale. Des travaux récents, portant sur différents Diptères, décrivent des formes de stockage particulières d'acides aminés aromatiques et mettent en évidence une spécificité de ces substances vis-à-vis du genre de l'insecte considéré (LEVENBOOK *et al.*, 1969 ; BODNARYK et LEVENBOOK, 1969 ; BODNARYK, 1970).

*Méthyl-histidines.*

Les méthyl-histidines ont été décrites chez plusieurs insectes (LEVENBOOK et DINAMARCA, 1966 ; CHEN et BÜHLER, 1970). Nous les trouvons en quantité notable surtout dans l'hémolymphe de *T. pityocampa* mais aussi chez *G. mellonella*. Elles ne sont présentes qu'à l'état libre et nous n'avons d'ailleurs jamais décelé d'ansérine ni même de carnosine.

*Conséquences du filage.*

L'aminoacidémie de *G. mellonella* subit d'importantes variations entre nos deux prélèvements. Cet intervalle de trois jours correspond à une période de jeûne et à la formation du cocon (15 à 20 mg de soie pour un insecte de 250 mg). Il nous a paru intéressant de rapporter ces variations à la composition de la soie émise par cet insecte. On constate alors que certains acides aminés voient leurs concentrations chuter à moins de 10 p. 100 de leur taux initial (glutamine, histidine, β-alanine, méthionine), bien qu'aucun d'entre eux ne soit un constituant majeur de la soie. Par contre, sérine et surtout glycine, qui entrent pour plus de 50 p. 100 dans la constitution de la soie, sont peu affectées par le filage. Si, chez *B. mori*, FLORKIN (1958) avait déjà noté une forte utilisation de glutamate, il montrait une stabilité des taux d'histidine et de méthionine. Malgré ces différences entre *B. mori* et *G. mellonella*, il faut envisager dans les deux cas, au moment du filage, une mobilisation des réserves tant protidiques que glucidiques. KAWASAKI *et al.* (1968) ont en effet démontré que chez *B. mori* la majeure partie du glycocolle de la soie provenait de la sérine, laquelle selon SINOHARA et ASANO (1968) est activement synthétisée à partir des glucides. Or, une telle synthèse des aminoacides implique des transaminations. Les acides aminés dont on constate la disparition ont été reconnus comme donneurs de groupements — $NH_2$ chez la Blatte par MCALLAN (1958) et chez *B. mori* par FUKUDA et HAYASHI (1958). Nous avons d'ailleurs montré l'existence dans l'hémolymphe de *G. mellonella* d'activités transaminasiques (LAVIOLETTE, BONNOT, 1966) et, en particulier, que les meilleurs donneurs de groupements aminés sont l'acide glutamique et la glutamine,

lesquels subissent effectivement les plus grandes variations. Il faut remarquer que le squelette carboné de l'histidine peut être transformé chez les Vertébrés et les microorganismes en glutamate. La disparition de l'histidine pourrait donc être imputée à la transamination soit directe soit après conversion en glutamate.

La proline qui peut aussi, selon BURSELL (1963) être transformée en glutamate, s'accumule paradoxalement. Cette augmentation peut être le résultat d'une libération à partir des réserves plus rapide que son utilisation.

Enfin la concentration en phospho-éthanolamine, quadruple après filage, suggère la mobilisation des réserves lipidiques et en particulier des céphalines.

### 2. *Importance nutritionnelle des bilans*

*Aspects de la biologie du parasite.*

Dans le cas de *T. pityocampa* l'œuf est déposé sur la chenille de cinquième stade en procession de nymphose. La larve néonate, de 500 μ de long, traverse le tégument de l'hôte et se fixe ainsi que l'a décrit BILIOTTI (1955) en formant une cheminée respiratoire ; huit jours après la nymphose de *T. pityocampa* parasitées, les larves de *P. caudata* sont encore au premier stade mais mesurent environ 1 mm et leur tissu adipeux s'est développé. Le milieu interne a donc permis le maintien et la croissance de la larve de premier stade de *P. caudata*.

Si, sur *G. mellonella* au dernier stade, l'œuf est pondu avant le filage, il donne naissance à une larve qui pénètre dans son hôte sans former de cheminée respiratoire typique. Puis elle se développe rapidement, effectue sa première mue larvaire après six à douze jours et atteint son troisième stade avant que son hôte ne chrysalide. Dans ce cas l'émission de soie est très réduite. Cet ensemble de phénomènes s'observe à 21,5°C (DELOBEL, LAVIOLETTE, 1969).

Si, par contre, l'œuf est pondu sur une larve encore mobile, mais dont le cocon est terminé, le nombre de parasites obtenus à partir de 100 hôtes devient presque nul : 4 p. 100 au lieu de 110 p. 100 (DELOBEL, 1970). Il est à noter qu'alors les *G. mellonella* nymphosent et que, dans les chrysalides, après le délai correspondant au développement larvaire total du parasite, on ne retrouve que des larves au premier stade, dont la plupart sont mortes et enkystées. Un certain nombre de *P. caudata* demeurent toutefois vivantes mais sont bloquées au premier stade sans développement apparent. Ainsi, le milieu interne de *G. mellonella* avant filage est capable de subvenir aux besoins de la larve du parasite au premier stade, mais il n'en est plus de même après filage.

*Hémolymphes des hôtes permettant le développement.*

Dans les trois hémolymphes favorables au parasite l'aminoacidémie totale est très comparable, aussi bien avant qu'après hydrolyse, si l'on ne tient compte ni de l'éthanolamine ni de la proline, dont l'accumulation dans le milieu non favorable reste sans effet sur le développement du parasite. Cette similitude s'accroît encore si l'on néglige la tyrosine. La défalcation d'éthanolamine, proline et tyrosine peut paraître arbitraire mais elle permet de comparer les pools des autres acides aminés en dehors des énormes variations physiologiques que ces trois substances subissent (ces variations ont d'ailleurs été analysées plus haut).

La comparaison de la concentration des autres acides aminés montre qu'ils sont

présents dans les trois hémolymphes en quantités du même ordre, à quelques exceptions près : β-alanine, 1-méthyl histidine, acide α-amino-butyrique. Ces substances, qui restent présentes dans les trois milieux, ne constituent d'ailleurs pas des éléments plastiques puisqu'ils n'entrent pas dans la composition des protéines. Ils peuvent avoir un rôle important dans le métabolisme (synthèse du coenzyme A, de l'ansérine) sans cependant être exigés à forte concentration.

D'autres acides aminés varient dans de moindres proportions. Ainsi *G. mellonella* est plus riche en alanine peptidique mais contient un peu moins de sérine et d'isoleucine que les deux autres milieux. La chrysalide de *T. pityocampa* est la moins riche en thréonine et la plus concentrée en lysine et arginine. Enfin la chenille processionnaire contient plus de valine mais n'a que des traces de cystathionine.

*Hémolymphe de* G. mellonella *ne permettant pas le développement.*

L'aminoacidémie totale ne diffère pas notablement des précédentes. Cependant il faut remarquer qu'éthanolamine, proline et tyrosine constituent alors respectivement 66 et 63 p. 100 des acides aminés libres et totaux, l'ensemble des autres aminoacides ne représentant plus que la moitié de ce qu'il est dans les trois premiers milieux. Ce fait s'explique en grande partie par la disparition de la glutamine et de l'histidine, qui, alors qu'elles représentaient 25 p. 100 environ des acides aminés totaux, n'en représentent plus ici que 2,5 p. 100. Il y a là une carence possible en métabolites importants qui, non seulement entrent dans la constitution des protéines, mais sont aussi les meilleurs donneurs de groupements aminés dans la transamination (cf. *infra*).

Il existe aussi d'autres carences quantitativement moins importantes, mais dont les effets sur le parasite peuvent être néfastes. C'est le cas de l'alanine et des leucine et isoleucine libres.

L'aminoacidémie de *G. mellonella* âgée se révèle donc très déséquilibrée. Le métabolisme intermédiaire du parasite pourrait éventuellement rétablir cet équilibre. Mais les métabolites qui lui seraient les plus indispensables sont ceux qui, raréfiés lors de la synthèse de la soie, lui font justement défaut.

En conclusion, nous avons constaté que l'absence de développement larvaire du parasite sur *G. mellonella*, après filage, coïncidait avec une aminoacidémie perturbée. Ceci permet d'envisager, dans certains cas, une explication nutritionnelle à la nécessité du synchronisme éthologique hôte-parasite.

L'ensemble des résultats exposés ici, complétant les renseignements déjà obtenus sur l'hémolymphe de *G. mellonella* dans notre laboratoire (Mestres, 1967 ; Laviolette et Mestres, 1967 ; Plantevin, 1967), doit permettre la réalisation de milieux aptes au développement de la larve de premier stade de *P. caudata*.

*Reçu pour publication en juillet 1970.*

## SUMMARY

STUDY ON THE NITROGENOUS NUTRITION
OF *PHRYXE CAUDATA* A PARASITE OF *THAUMETOPOEA PITYOCAMPA*

Owing to absence of proteolytic activity in the first instar larva of *Phryxe caudata* has been noted as in the organ extracts (alimentary canal and salivary glands) as in the hemocele of the shelter host, the principal protidic alimentary source comes from free amino-acids of the

host hemolymph. Analysis of these free aminoacids in three possible hosts for the first instar larva of *P. caudata* (*T. pityocampa* in pupation procession and eight days after pupation and in *G. mellonella* before the weaving of its cocoon) are compared with these realized on *G. mellonella* after spinning, where the parasite development cannot carried out.

Thus it could be compared parasitary development absence with total differences of aminoacidemia and deficiency in particular amino-acids : especially glutamin and histidin.

These evaluations allow besides to surround the importance of the host intermediary metabolism in relation with physiological phenomenons and, especially, to define the nutritionnal needs of *P. Caudata.*

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BILIOTTI E., 1955. Vie endoparasitaire et diapause chez *Phryxe caudata*. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **240**, 915-916.

BODNARYK R. P., 1970. Biosynthesis of gamma L-glutamyl-L-phenylalanine by the larva of the housefly *Musca domestica*. *J. Insect Physiol.*, **16**, 919-930.

BODNARYK R. P., LEVENBOOK L., 1969. The role of β-Alanyl-L-Tyrosine in the puparium formation in the fleshfly *S. bullata*. *Comp. Biochem. Physiol.*, **30**, 909-921.

BONNOT G., DELOBEL B., 1970. Détermination des paramètres d'identification et de dosage par chromatographie d'échange d'ions de 61 acides aminés et composés apparentés. *Ann. Biol anim. Bioch. Biophys.*, **10** (sous presse).

BUISSIÈRE J., FOUCARD A., COLOBERT L., 1967. Usage de substrats synthétiques pour l'étude de l'équipement enzymatique de microorganismes. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **264**, 415-417.

BURSELL E., 1963. Aspects of the metabolism of aminoacids in the tse-tse fly *Glossina*. *J. Insect Physiol.*, **9**, 439-452.

CHEN P. S., BÜHLER R., 1970. Paragonial substance (sex peptide) and other free ninhydrin positive components in male and female adults of *D. melanogaster*. *J. Insect Physiol.*, **16**, 615-627.

DELOBEL B., LAVIOLETTE P., 1969. Élevage de *Phryxe caudata* parasite de *Thaumetopoea pityocampa* sur un hôte de remplacement *Galleria mellonella*. *C. R. Acad. Sci.* Paris, **268**, 2436-2438.

DELOBEL B., 1970. *Galleria mellonella* hôte de remplacement pour *Phryxe caudata* parasite de *Thaumetopoea pityocampa*. *Ann. Zool-Écol. Anim.*, **2** 373-379.

DURZAN D. J., 1968. Nitrogen metabolism of *Picea glauca*. III. Diurnal changes of aminoacids, amides protein, and chlorophyll in leaves of expanding buds. *Canad. J. Botany*, **46**, 929-937.

FLORKIN M., 1958. The free amino acids of insect haemolymph. *Proc. IV int. Congr. Biochem.*, **12**, 63-73.

FUKUDA T., HAYASHI T., 1958. Biochemical studies on the formation of the silk-protein. V. Conversion of glyoxylic acid to glycine in the silkworm larva. *J. Biochem.*, **45**, 469-474.

GILMOUR D., 1965. *In* : *The metabolism of insects*, p. 115-147. Oliver et Boyd. Edinburgh.

HACKMAN R. H., 1953. Chemistry of insect cuticule. I. The water soluble proteins. *Biochem. J.*, **54**, 362-367.

KARLSON P., 1960. Zum Tyrosinstoffwechsel der Insekten. III. Über den Einbau von Tyrosin Umwandlungsprodukten in das Puppentönnchen des Schmeissfliege *Calliphora erythrocephala*. *Hoppe Seyler's Z. physiol. Chem.*, **318**, 194-200.

KAWASAKI H., OJIMA N. F., TADA H., SATO H., 1968. Conversion of serine to glycine in the spinning larvae of silkworm *Bombyx mori*. *J. Biochem.*, **64**, 247-250.

KAWASE S., 1965. Free aminoacids in the hemolymph and midgut epithelium of silkworm infected with cytoplasmic polyhedrosis virus. *J. Invert. Pathol.*, **7**, 113-116.

KAWASE S., 1966. Free aminoacids in the blood plasma of silkworm infected with nuclear polyhedrosis virus. *Appl. Ent. Zool.*, **1**, 1-4.

KONDO Y., 1962. The cystathionine pathway in the silkworm larva. *J. Biochem.*, **51**, 188-192.

LAVIOLETTE P., BONNOT G., 1966. Étude de la transamination chez *Galleria mellonella*. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **6**, 5-12.

LAVIOLETTE P., MESTRES G., 1967. Les variations du pH et de la pression osmotique de l'hémolymphe de *Galleria mellonella*. *C. R. Acad. Sci.* Paris, **265**, 979-982.

LECLERQ J., LOPEZ-FRANCOS L., 1966. Nutrition protidique chez *Tenebrio molitor*. VII. Nouveaux essais de remplacement de la caséine par des préparations d'acides aminés. *Arch. Internat. Physiol. Bioch.*, **74**, 397-415.

LEVENBOOK L., BODNARYK R. P., SPANDE T. F., 1969. β-Alanyl-Tyrosine. Chemical synthesis properties and occurrence in larvae of the fleshfly *Sarcophaga bullata*. *Biochem. J.*, **113**, 837-841.

LEVENBOOK L., DINAMARCA M. L., 1966. Free amino acids and related compounds during metamorphosis of the blow fly *Phormia regina*. *J. Insect Physiol.*, **12**, 1343-1362.

MAC ALLAN J. W., 1958. *A study of transamination in certain insects.* Ph. Doct. Thesis, University of Western Ontario, Canada.

MESTRES G., 1967. *Contribution à l'étude de l'hémolymphe d'un insecte* : Galleria mellonella. *pH et pression osmotique.* Thèse Doctorat 3e cycle, Faculté de Lyon, France.

MILTIN N., WIYGUL G., 1969. Incorporation and metabolism of $C^{14}$ labeled tryptophan in the boll weevil *Anthonomus grandis. Comp. Biochem. Physiol.*, **30**, 375-381.

PLANTEVIN G., 1967. Dosage de $Na^+$, $K^+$, $Ca^{2+}$ et $Mg^{2+}$ de l'hémolymphe de *Galleria mellonella* par spectrophotométrie de flamme. *J. Insect Physiol.*, **13**, 1907-1920.

ROCK G. C., KING K. W., 1967 *a*. Quantitative requirements of the red banded leafroller *Argyrotaenia velutinana. J. Insect Physiol.*, **13**, 175-186.

ROCK G. C., KING K. W., 1967 *b*. Estimation by carcass analysis of the growth requirements for aminoacids in the codling moth. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **60**, 1161-1162.

SINOHARA H., ASANO Y., 1968. Amino sugar metabolism in the silkworm *Bombyx mori. J. Biochem.*, **63**, 8-13.

VANDERZANT E. S., 1965. Axenic rearing of the boll weevil on definied diet : amino-acid, carbohydrate and mineral requirements. *J. Insect Physiol.*, **11**, 659-670.

VARSHNEY R. K., SUNDARAM R. M., 1968. Free aminoacid composition of the larva of *Eublemma amabilis*, a predator of the lac insect. *Indian J. Entomol.*, **30**, 324-326.

WYATT G. G., LOUGHHEED T. C., WYATT S. S., 1956. The chemistry of insect hemolymph : organic components of the hemolymph of the silkworm *Bombyx mori*, and two other species. *J. Gen. Physiol.*, **39**, 853-868.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 607-615.

# ÉTUDE, AU MOYEN D'INSECTES IRRADIÉS, DES CONSÉQUENCES DE DEUX ACCOUPLEMENTS SUCCESSIFS CHEZ LA MOUCHE MÉDITERRANÉENNE DES FRUITS *CERATITIS CAPITATA* WIED. (DIPT. *TRYPETIDAE*)

R. CAUSSE

*Station de Zoologie,*
*Centre de Recherches agronomiques d'Avignon, 84 - Montfavet*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

La répartition relative des spermatozoïdes a été étudiée dans des cas de polyandrie expérimentale chez *Ceratitis capitata* WIED. Des femelles ont été accouplées successivement avec des mâles normaux, puis avec des mâles issus de pupes irradiées à l'âge de 8 jours à 9 000 rad, et inversement.

Les deux ou trois premiers jours suivant le deuxième accouplement, il y a prédominance de fécondation par les derniers spermatozoïdes introduits. Il est probable que ceux-ci s'accumulent à l'entrée de la spermathèque ou dans les voies génitales femelles et se trouvent ainsi les mieux placés pour féconder les œufs.

Ensuite, il apparaît une valeur compétitive égale entre les spermatozoïdes normaux et irradiés. Ces deux sortes de gamètes se mélangent dans les spermathèques des femelles. Mais ceux qui ont été introduits lors du deuxième accouplement représentent seulement 1/4 environ du stock total de spermatozoïdes.

## INTRODUCTION

Une des conditions favorables mais non indispensables au succès de la méthode de lutte contre les insectes par les lâchers de mâles stériles, est que les femelles ne s'accouplent qu'une seule fois. *Cochlyomyia hominivorax* COQUEREL, qui est cité comme l'exemple classique de réussite de cette méthode, répondait à ce critère (BAUMHOVER *et al.*, 1955).

Au cours de l'étude faite sur *Ceratitis capitata* WIEDMANN en vue d'application pratique de ces nouveaux procédés (FÉRON, 1966), nous avons pu montrer que les

femelles de ce *Trypetidae*, dans une population confinée et en cage d'élevage, étaient capables de se réaccoupler : la proportion de femelles polyandres reste néanmoins assez faible, de l'ordre de 10 p. 100 environ (travaux non publiés).

Il était donc important de savoir ce que devenait le taux de fertilité de femelles accouplées tout d'abord avec des mâles irradiés, puis avec des mâles normaux et réciproquement. La réponse est intéressante parce qu'elle concerne la stratégie de l'opération, dès lors que la compétition se fait non plus entre mâles irradiés ou non, mais entre spermatozoïdes irradiés ou non. En outre, elle peut permettre d'apporter des éclaircissements sur le processus de la fécondation chez *C. capitata*.

Le principe expérimental est le suivant : une femelle est accouplée tout d'abord avec un mâle irradié et va pondre des œufs présentant un taux de fertilité très bas, moins de 1 p. 100 par exemple pour des doses d'irradiation de 9 000 rad (FÉRON, 1966) ; cette femelle est ensuite réaccouplée avec un mâle normal et la variation de sa fertilité, résultant de ce deuxième accouplement, va nous renseigner sur le rôle respectif des spermatozoïdes issus de chacun des accouplements successifs.

En effet, si le taux de fertilité reste très bas c'est que le deuxième accouplement est inefficace, les spermatozoïdes normaux étant, pour une raison quelconque, rendus non fonctionnels ou n'étant pas acceptés dans les spermathèques des femelles. Si le taux de fertilité remonte au contraire à la normale c'est que les spermatozoïdes normaux supplantent les irradiés. Si enfin le taux de fertilité prend une valeur intermédiaire, c'est qu'il y a mélange des deux sortes de spermatozoïdes, et il convient alors de savoir à quel niveau se situe l'efficacité de ce mélange. Bien entendu l'essai inverse est également pratiqué : femelle accouplée d'abord avec un mâle fertile, puis avec un mâle irradié.

## I. — DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES

Il nous a semblé utile de réunir les données trouvées dans la littérature concernant ce problème du rôle d'accouplements successifs chez les Insectes. Il s'agit en effet d'une voie de recherche dont l'exploration s'est développée très récemment, la plupart des travaux datant de moins de dix ans.

D'après ces données, il semble que trois possibilités d'interprétation existent, mais on trouve aussi de nombreux cas intermédiaires permettant de relier entre elles ces possibilités.

### 1. *Prédominance du premier accouplement*

En ce qui concerne un autre Diptère *Trypetidae : Dacus dorsalis* FROGGAT, des femelles normales âgées de 10 jours accouplées une ou plusieurs fois avec des mâles irradiés, puis accouplées à nouveau avec des mâles normaux, continuent à pondre des œufs stériles (STEINER et CHRISTENSON, 1956).

D'après ces auteurs « *le phénomène physiologique est inconnu et il semblerait que le mélange des spermatozoïdes ne se produise pas* ».

Les mêmes résultats sont obtenus par LABRECQUE *et al.* (1962) avec des femelles de *Musca domestica* L. mises en présence d'abord avec des mâles stérilisés par l'apholate puis avec des mâles normaux.

Plus récemment, d'après WALKER (1966) avec *Cylas formicarius elegantulus* SUMMERS seul le premier accouplement est efficace, qu'il soit obtenu avec un mâle irradié ou avec un mâle normal ; le second ne modifie rien.

Chez *Glossina austeni* on peut parler déjà de mélange de spermatozoïdes avec prédominance (75 p. 100 environ) de ceux qui sont introduits lors du premier accouplement (CURTIS, 1968). Dans le cas d'*Heliothis virescens* F. il y a aussi prédominance du premier accouplement (FLINT, 1968) ; mais d'après cet auteur il n'y a pas mélange des spermatozoïdes mais plutôt déplacement du sperme car après réaccouplement, soit avec un mâle normal soit avec un mâle irradié, il y a toujours un certain nombre de femelles qui demeurent ou deviennent totalement stériles ou fertiles.

### 2. *Prédominance du second accouplement*

Chez d'autres insectes, nous trouvons, par contre, des résultats inverses, c'est-à-dire une prédominance plus ou moins importante des spermatozoïdes introduits lors du deuxième accouplement.

D'après HENNEBERRY *et al.* (1964), chez *Epilachna varivestis* MULS. les spermatozoïdes issus de mâles normaux utilisés en deuxième accouplement supplantent en totalité ceux provenant d'un accouplement préalable avec des mâles irradiés. Le même résultat est observé chez *Carpocapsa pomonella* L. quel que soit dans ce cas le type du mâle utilisé en deuxième accouplement (HATAWAY, 1968).

Chez la plupart des autres insectes étudiés il y a simplement prédominance des spermatozoïdes introduits en deuxième lieu : *Trichoplusia ni* HBN (NORTH *et al.*, 1967) ou *Paratettix texanus* HAN. (NABOURS, 1927). On peut avoir alors dans certains cas une compétitivité égale des deux sortes de gamètes, ce qui parait être le cas chez *Anthonomus grandis* (GILLILAND *et al.*, 1966 et LINDQUIST *et al.*, 1967). Néanmoins MAYER *et al.* (1966) signalent chez ce Coléoptère une prédominance du deuxième accouplement, uniquement dans les cas où il est réalisé par un mâle normal.

Généralement lorsque le deuxième accouplement est prédominant, les spermatozoïdes normaux sont plus aptes à déplacer les spermatozoïdes irradiés ; de même lorsqu'il s'agit de races différentes ce sont les spermatozoïdes sauvages qui sont les plus aptes à déplacer les mutants. C'est ce qui se produit chez *Popillia japonica* WEM (LADD, 1966), chez *C. pomonella* (PROVERBS, 1961 et PROVERBS *et al.*, 1962) et chez *Epilachna varivestis* (WEBB *et al.*, 1968).

Chez *Tribolium castaneum* HERB (SCHLAGER, 1969) il y a simplement prédominance des spermatozoïdes du deuxième accouplement au moins immédiatement après celui-ci, puis un mélange se produit. D'autre part chez *A. grandis*, BARTLETT *et al.* (1968) montrent que le deuxième accouplement est plus efficace s'il intervient au moins 24 heures après le premier ; cette prépondérance est d'ailleurs fonction directe du laps de temps séparant les deux accouplements successifs.

### 3. *Mélange au hasard*

Quelques auteurs enfin pensent qu'il y a mélange au hasard des deux sortes de spermatozoïdes, mais leurs résultats sont moins précis. Ce sont les travaux de BELIAIEV (1937) sur *Bombyx mori* L. ; de GOMA (1963) sur *Anopheles gambiae* G. ; et de ZINGRONE *et al.* (1959) sur *M. domestica*.

### 4. *Travaux sur la Drosophile*

Le Diptère du genre *Drosophila*, et le plus souvent l'espèce *D. melanogaster*, a fait l'objet de nombreux travaux portant sur cet aspect particulier de la physiologie sexuelle. PERRIN-WALDEMER (1966) a analysé les différentes hypothèses formulées au sujet de cet insecte et les a classées en trois groupes.

Nous retrouvons les partisans du mélange au hasard des spermatozoïdes avec NONIDEZ (1920) qui précise en outre que les gamètes contenus dans le réceptacle ventral sont utilisés en premier, ceux des spermathèques en dernier. Cette théorie est approuvée aussi par LOBASHEV (1939) et par ERLICH (1959).

Nous avons ensuite l'hypothèse de la stratification ou superposition des spermes avec NACHTSHEIM (1927). Ce dernier conclut qu'après la deuxième copulation il n'y a pas mélange des deux sortes de sperme dans le réceptacle ventral, mais que le sperme le plus récent sera « *superposé* » sur le sperme du premier mâle et utilisé en premier. Ce n'est seulement que lorsque le sperme du deuxième mâle arrive à être totalement utilisé que survient à nouveau l'emploi du sperme le plus ancien.

Les résultats de quelques auteurs enfin semblent se rapprocher de la théorie du déplacement des spermatozoïdes.

Tout d'abord DUBININ (1928) puis KAUFMANN *et al.* (1942) parviennent à la conclusion que les spermatozoïdes nouvellement déposés éliminent complètement ceux issus d'un accouplement antérieur. MEYER et MEYER (1961) montrent que 2 p. 100 de la descendance obtenue après le deuxième accouplement correspond au premier type de mâle. Plus récemment LEFÈVRE et JONSSON (1962) ont montré qu'il paraissait exister au niveau du réceptacle ventral une circulation de spermatozoïdes, de telle sorte que plusieurs d'entre eux pénètrent dans le réceptacle, tandis que d'autres en sortent au même moment. Lors du réaccouplement cette circulation provoque la sortie des spermatozoïdes déposés par le premier mâle ; ils sont alors mélangés dans l'utérus à la grande quantité de spermatozoïdes déposés par le second mâle. La probabilité d'une « rentrée » des premiers spermatozoïdes dans le réceptacle est alors fort réduite, et la majorité de ceux qui y pénètrent proviennent du deuxième mâle.

Cette hypothèse en faveur d'une substitution des spermatozoïdes dans le réceptacle ventral a été renforcée par une publication de GUGLER *et al.* (1965). Ces auteurs ont montré au moyen d'une technique autoradiographique sur des insectes marqués à la désoxycytidine tritiée, que dans tous les cas, plus de la moitié des spermatozoïdes contenus dans les spermathèques et le réceptacle ventral proviennent du deuxième accouplement.

KIDO et STAFFORD (1966) sont eux aussi favorables à la théorie du remplacement des spermatozoïdes, les spermatozoïdes normaux étant plus aptes à se substituer aux irradiés. HENNEBERRY (1967) parle aussi de prépondérance du deuxième accouplement, mais d'après lui ce sont les spermatozoïdes irradiés qui sont les plus aptes à déplacer ou remplacer les normaux.

Nous remarquerons que les travaux relatés ci-dessus ont utililisé diverses techniques expérimentales pour étudier les conséquences d'accouplements multiples et analyser le mécanisme de la fécondation dans ces cas de polyandrie. Les importants travaux sur les Drosophiles ont utilisé avec élégance les caractères génétiques. Les travaux les plus récents ont utilisé les effets « stérilisants » des radiations ionisantes

ou de certains produits chimiques ; c'est là une autre façon d'utiliser un phénomène génétique, si l'on considère (VON BORSTEL, 1960) que les spermatozoïdes des insectes traités sont seulement porteurs de mutations létales dominantes empêchant le développement normal de l'œuf après fécondation.

C'est à cette dernière technique que nous avons spontanément pensé pour l'étude du phénomène chez *C. capitata*. Un travail analogue a été poursuivi sur le même insecte par KATIYAR et FERRER (1965) ; leurs résultats, dont nous n'avons pu connaître qu'un résumé, semblent concorder avec les nôtres.

## II. — MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les insectes utilisés proviennent de l'élevage permanent effectué à la Station de Zoologie de Montfavet. La stérilisation est effectuée aux rayons gamma émis par une source de cobalt de 2 000 curies, du Service de Radio-agronomie du C. E. N. de Cadarache. Ce traitement est effectué sur les pupes âgées de 8 jours avec des doses de 9 000 rads, dans le cas particulier qui nous intéresse ici. Toutes les expériences ultérieures se déroulent en chambre conditionnée, à une température de 25° et une hygrométrie de 80 p. 100 environ.

Plusieurs séries d'essais ont été nécessaires pour mettre au point une technique satisfaisante. Nous avons tout d'abord précisé le temps minimum d'accouplement pour assurer le transfert d'une quantité suffisante de spermatozoïdes. Ceci nous a amené à contrôler individuellement tous les couples formés, et à ne prendre en compte que les femelles dont la durée d'accouplement ou de réaccouplement était égale ou supérieure à 1 heure.

Les conditions de réaccouplement ont également été précisées, et nous avons constaté que les réaccouplements d'une femelle étaient beaucoup plus fréquents 24 heures après le premier accouplement que 6 ou 7 jours plus tard. Par ailleurs, nous avons vérifié qu'un seul accouplement était suffisant pour assurer une fertilité complète des femelles pendant un temps allant jusqu'à 80 jours.

En ce qui concerne nos essais d'accouplements successifs les individus mâles et femelles sont séparés un à un dès leur éclosion et maintenus ainsi jusqu'au 6e jour. A ce moment les femelles sont mises en présence des mâles normaux ou irradiés, suivant le cas. Celles qui se sont accouplées de façon satisfaisante (pendant au moins une heure) sont à nouveau isolées et, 24 heures après, mises en présence du deuxième type de mâle. Ces femelles après s'être réaccouplées sont élevées jusqu'à leur mort. Tous les jours les œufs pondus sont recueillis et on note leur taux d'éclosion.

## III. — ACCOUPLEMENT DE FEMELLES AVEC DES MALES IRRADIÉS PUIS AVEC DES MALES NORMAUX

Dans une première expérience nous avons utilisé 270 femelles accouplées avec des mâles irradiés, parmi lesquelles 36 se sont réaccouplées ensuite avec des mâles normaux, et dans une deuxième expérience nous avons utilisé de façon analogue 120 femelles parmi lesquelles 20 se sont réaccouplées.

Le taux de fertilité moyen de ces 56 femelles (♀ N × ♂ IR puis ♂ N) est représenté sous forme de courbe dans le graphique de la figure 1.

Nous constatons tout d'abord qu'il y a mélange de spermatozoïdes car le taux de fertilité de ces femelles est intermédiaire entre celui de femelles accouplées avec des mâles normaux (♀ N × ♂ N) et celui de femelles accouplées avec des mâles irradiés (♀ N × ♂ IR).

Il est curieux de remarquer d'autre part que ce taux est beaucoup plus fort pendant les deux ou trois premiers jours, de l'ordre de 65 p. 100, après quoi il se stabilise à des valeurs moyennes de l'ordre de 22 p. 100.

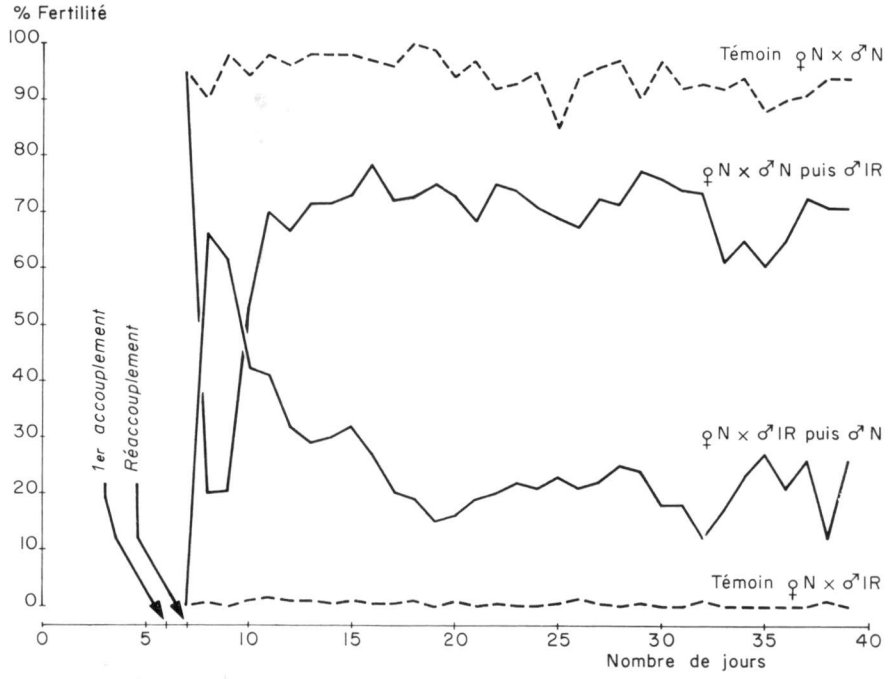



FIG. 1. — *Évolution de la fertilité des œufs pondus par des femelles normales de* C. capitata *accouplées successivement avec des mâles normaux puis des mâles stériles ou réciproquement*

La fertilité des femelles témoins, c'est-à-dire accouplées uniquement avec des mâles irradiés, reste très faible et inférieure à 1 p. 100 en moyenne.

## IV. — ACCOUPLEMENT DE FEMELLES AVEC DES MALES NORMAUX PUIS AVEC DES MALES IRRADIÉS

Au cours de cette deuxième série d'expériences nous avons utilisé, d'une part, 158 femelles accouplées avec des mâles normaux parmi lesquelles 18 se sont réaccouplées avec des mâles irradiés et, d'autre part, 286 femelles dont 28 se sont réaccouplées. Au total 46 femelles ont donc subi ce double accouplement : ♀ N × ♂ N puis ♂ IR.

Les résultats sont représentés également sur la figure 1.

Dans ce cas le taux de fertilité est relativement bas pendant les deux premiers jours, 20 p. 100 environ, puis augmente brusquement et se stabilise à une valeur moyenne de l'ordre de 71 p. 100. On remarque donc une certaine symétrie dans les

deux courbes expérimentales, traduisant la similitude des variations du taux de fécondité à la suite du second accouplement.

La fertilité des femelles témoins accouplées uniquement avec des mâles normaux a une valeur moyenne de 94,5 p. 100.

## V. — DISCUSSION

Nos expériences permettent tout d'abord de conclure que, dans les cas de polyandrie chez *C. capitata*, il y a mélange des spermatozoïdes issus de chacun des mâles. De plus l'observation détaillée des résultats nous renseigne sur la façon dont s'effectue vraisemblablement le mélange de ces gamètes.

D'après les graphiques de la figure 1 nous pouvons distinguer deux phases :

1° Une élévation immédiate ou une chute brutale de la fertilité des femelles, aussitôt après leur réaccouplement suivant que ce dernier a eu lieu avec des mâles normaux ou irradiés.

Tout semble se passer comme s'il y avait accumulation à l'entrée de la spermathèque ou dans les voies génitales femelles des spermatozoïdes introduits en deuxième lieu ; ceux-ci sont alors les mieux placés pour féconder les œufs.

2° Deux ou trois jours après le deuxième accouplement le taux de fertilité se stabilise autour d'une valeur moyenne qui permet de penser qu'il y a assez rapidement mélange des différentes sortes de spermatozoïdes dans les spermathèques des femelles.

Nous notons en effet selon les expériences un taux de fertilité moyen de 71 p. 100 (♀N × ♂ N puis ♂ IR) au lieu de 94,5 p. 100 (♀ N × ♂ N) ou 22 p. 100 (♀ N × ♂ IR puis ♂ N) au lieu de 0,5 p. 100 ( ♀N × ♂ IR).

Ainsi, quel que soit l'ordre des croisements successifs avec mâle normal et mâle irradié, le taux de fertilité se rapproche finalement de celui des femelles témoins accouplées avec les mâles intervenant en premier. Cela indique que les spermatozoïdes de premier accouplement interviennent plus fréquemment dans la fécondation des œufs, qu'ils proviennent de mâles normaux ou de mâles irradiés.

En tenant compte des taux de fertilité observés, et en admettant que les spermatozoïdes sont finalement mélangés uniformément, un calcul très simple montre alors que le rapport numérique entre les spermatozoïdes issus du 1er accouplement et ceux issus du second est de l'ordre de 3 à 1 ; c'est-à-dire qu'après le premier accouplement il peut encore entrer dans la spermathèque une quantité de spermatozoïdes représentant le 1/4 du total.

3° Le phénomène est identique quel que soit l'ordre dans lequel se déroulent les deux accouplements successifs, soit d'abord avec un mâle normal puis avec un mâle irradié, soit au contraire avec un mâle irradié puis avec un mâle normal ; mais les résultats sont bien entendu inverses, tout en demeurant du même ordre de grandeur.

C'est cette symétrie dans l'évolution du taux de fertilité après le second accouplement qui permet de supposer qu'il y a valeur compétitive égale entre spermatozoïdes normaux et irradiés, tout au moins pour des doses de 9 000 rad.

*Reçu pour publication en juin 1970.*

## SUMMARY

STUDY BY THE USE OF IRRADIATED INSECTS
OF THE RESULTS OF TWO SUCCESSIVE MATINGS
IN THE MEDITERRANEAN FRUIT FLY, *CERATITIS CAPITATA* WIED.

The relative distribution of sperm in cases of multiple matings among *Ceratitis capitata* WIED. was investigated. Females were allowed to mate successively with normal males and males emerged from 8 days 9 000 rads irradiated pupae and opposite.

During the two or three days after the first mating the fecundation is achieved by the last introduced sperm. These sperm accumulate probably at the entry of the spermatheca or in the female genital ducts and so are the best situated to fertilize the eggs.

Then occurs an equal competition between the normal and irradiated sperm. The two kinds of gametes mix in the female spermathecae with the approximate rate of 3/4 and 1/4. Those introduced during the second mating represent only 1/4 of the total stock of sperm.


## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


BARTLETT A. C., MATTIX E. B., WILSON N. M., 1968. Multiple matings and use of sperm in the boll-weevil *Antonomus grandis*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **61**, 1148-1155.

BAUMHOVER A. H., GRAHAM A. J., BITLER B. A., HOPKING S. E., NEW W. D., DUPLEY F. H., BUSHLAND R. C., 1955. Screw-worm control trough release of sterilized flies. *J. Econ. Ent.*, **48**, 462-466.

BELYAEV N. P., 1937. A genetic analysis of the colour patterns in the silkworm moth *Bombyx mori* L. (en russe). *Biol. J. Moscow*, **6**, 51-68.

CURTIS C. F., 1968. Radiation sterilization and the effects of multiple matings of females in *Glossina austeni*. *J. Insect. Physiol.*, **14**, 1365-1380.

DUBININ B. P., 1928. Influence of repeated fertilization upon the character of the offspring of *Drosophila melanogaster* (en russe) *Zh. exp. Biol.*, **4**, 131-159.

ERLICH E. F., 1959. The pattern of sperm utilization by multiply inseminated females. *Drosophila melanogaster. Drosophila inform. Serv.*, **33**, 129-130.

FÉRON M., 1966. Stérilisation de la Mouche Méditerranéenne des fruits, *Ceratitis capitata* WIEDEMANN, par irradiation des pupes aux rayons gamma. *Ann. Épiphyties*, **17**, 229-239.

FLINT H. M., KRESSIN E. L., 1968. Gamma irradiation of the tobaco budworm *Heliothis virescens* : sterilization, competitiveness and observation on reproduction biology. *J. econ. Entomol.*, **61**, 473-483.

GILLILAND F. R., DAVICH T. B., 1966. Effects on egg hatch of alternate matings of female boll weevils with apholate-treated and untrated males : *Anthonomus grandis*. *J. econ. Entomol.*, **59**, 1209-1211.

GOMA L. K. H., 1963. Tests for multiple inseminations in *Anopheles gambiae* GILES. *Nature*, **197**, 99-100.

GUGLER H. D., KAPLAN W. D., KIDO K., 1965. The displacement of first-mating by second-mating sperm in the storage organs of the female. *Drosophila inform. serv.*, **40**, 65.

HATAWAY D. O., 1966. Laboratory and field cage studies of the effects of gamma radiation on codling moths. *J. econ. Entomol.*, **59**, 35-37.

HENNEBERRY T. J., SMITH F. F., MC GOVERN W. L., 1964. Some effects of gamma radiation and a chemosterilisant on the mexican bean beetle. *J. econ. Entomol.*, **57**, 813-815.

HENNEBERRY T. J., MASON H. C., MCGOVERN W. L., 1967. Some effects of gamma radiation and apholate on the fertility of *Drosophila melanogaster*. *J. econ. Entomol.*, **60**, 853-857.

KATIYAR K. P., FERRER F., 1965. Sterilization of the mediterranean fruit fly and its application to fly eradication. « *The application of nuclear energy to agriculture annual report.* » NYO — 2043 — 108, Inter-American Inst. of Agriculture Sciences, Turrialba, Costa Rica. 69-94.

KIDO H. and STAFFORD E. M., 1966. Some effects of thiotepa on *Drosophila melanogaster* M. *J. econ. Entomol*, **59**, 1064-1069.

KAUFMANN B. P., DEMEREC M., 1942. Utilization of sperm by the female *Drosophila melanogaster* MEIGEN. *Amer. Nat.*, **76**, 445-469.

LABRECQUE G. C., 1961. Studies with three alkylating agents as house fly sterilisants. *J. econ. Entomol.*, **54**, 684-689.

LADD T. L., Jr, 1966. Egg viability and longevity of japanese beetles treated with tepa, apholate, and metepa. *J. econ. Entomol.*, **59**, 422-425.

LEFEVRE G., JONSSON J. R., JONSSON U. B., 1962. Sperm transfer, storage, displacement, and utilization in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **47**, 1719-1736.

LINDQUIST D. A., HOUSE U. S., 1967. Mating studies with apholate-sterilized boll-weevils. *J. econ. Entomol.*, **60**, 469-473.

LOBASCHEV M. E., 1939. Mixture of sperm in case of polyandry in *Drosophila melanogaster* (en russe) *C. R. Acad. Sci. U. R. S. S.*, **23**, 827-830.

MAYER M. S., BRAZZEL J. R., 1966. Laboratory studies to sterile the boll weevil with radiation. *Anthonomus grandis*. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **59**, 284-290.

MEYER H. U., MEYER E. R., 1961. Sperm utilization from successive copulations in females of *Drosophila melanogaster*. *Drosophila inform. Serv.*, **35**, 90-92.

NABOURS R. K., 1927. Polyandry in the grouse locust, *Paratettix texanus* HANCOCK, with notes on inheritance of acquired characters and telegony. *Amer. Nat.*, **61**, 531-538.

NACHTSHEIN H., 1927. Eine Methode zur Prüfung der Lebensdauer genotypisch verschiedener Spermien bei *Drosophila*. *Verb. V. Int. Kongr. Vererbungsw.* Berlin. 1143-1147.

NONIDEZ J. F., 1920. The internal phenomena of reproduction in *Drosophila*. *Biol. Bull.*, **39**, 207-230.

NORTH D. T., HOLT G. G., 1967. The genetic and cytogenetic basis of radiation induceed sterility in the adult male cabbage looper *Trichoplusia ni*. *Isotopes and radiation in Ent*, Symposium, Vienne, novembre 1967, 391-403.

PERRIN WALDEMER C., 1966. Biologie de la reproduction du mâle et des spermatozoïdes chez *Drosophila melanogaster* *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, **6**, 553-585.

PROVERBS M. D., 1961. Effects of gamma rays on insects : Progress on the use of induceed sexual sterility for the control of the codling moth *Carpocapsa pomonella* (Lep. *Olethreutidae*). *Proc. Entomol. Soc. Ontario*. **92**, 5-11.

PROVERBS M. D., NEWTON J. R., 1962. Some effects of gamma radiation on the reproductive potential of the codling moth *Carpocapsa pomonella* (*Lepidoptera-Olethreutidae*). *Canad. Entomol.*, **94**, 1162-1170.

SCHLAGER G., 1960. Sperm precedence in the fertilization of eggs in *Tribolium castaneum* HERBST. *Ann. entomol. Soc. Amer.*, **53**, 557-560.

STEINER L. F., CHRISTENSON L. D., 1956. Potential use-fulnesse of the sterile fly release method in Fruit-fly eradication programs. *Proc. Haw. Acad. Sci. 31 st Ann. Meeting* (Honolulu, Hawaï) 17-18.

WALKER J. R., 1966. Reproductive potential of the sweet-patato weevil after exposure to ionizing radiations. *J. econ. Entomol.*, **59**, 1206-1208.

WEBB R. E., SMITH F. F., 1968. Fertility of eggs of mexican bean beetles from females mated alternately with normal and apholate-treated males. *J. econ. Entomol.*, **61**, 521-523.

ZINGRONE L. D., BRUCE W. N., DECKER G. C., 1959. A mating study of the female house fly. *J. econ. Entomol.*, **53**, 236.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 617-638

# LES ENTOMOPHAGES DE *PARLATORIA BLANCHARDI* TARG DANS LES PALMERAIES DE L'ADRAR MAURITANIEN

## III. — Introduction, acclimatation et efficacité d'un nouveau prédateur « Coccinellidae », « Chilocorus bipustulatus » l., variété « iranensis » (var. nov. )

G. IPERTI, Y. LAUDÉHO, J. BRUN et E. CHOPPIN de JANVRY

*Station de Zoologie et de Lutte biologique*
*Centre de Recherches agronomiques de Provence, 06 - Antibes*
*Institut national de la Recherche agronomique*
*Institut Français de Recherches fruitières d'Outre-Mer*
*6, rue du Général Clergerie, 75 - Paris (16e)*

RÉSUMÉ

Dans le cadre de l'opération entreprise dans l'Adrar mauritanien pour lutter contre la cochenille blanche du palmier-dattier, on a procédé à l'introduction de la coccinelle coccidiphage *Chilocorus bipustulatus* L. *iranensis* Actuellement, on peut estimer que *Ch. b. iranensis* s'est acclimaté dans la majorité des palmeraies de l'Adrar mauritanien, où l'on peut déjà constater ses effets bénéfiques. Dans tous les lieux où il se maintient, le taux d'infestation de la cochenille a déjà considérablement baissé, et il continue à diminuer. Bien entendu, comme dans toutes les opérations de lutte biologique, il n'est pas possible d'espérer une éradication totale du ravageur.

Une intervention bio-écologique destinée à combattre la cochenille blanche du palmier-dattier, *Parlatoria blanchardi* TARG, se poursuit depuis 1966 en Adrar mauritanien. Les entomophages introduits appartiennent exclusivement à la famille des *Coccinellidae*.

Les espèces prédatrices choisies pour enrichir la faune des palmeraies d'Atar répondent à certains critères. Il s'agit de coccinelles coccidiphages, capables d'accomplir leur cycle dans des conditions climatiques sub-désertiques et dont la voracité et le taux de multiplication se situent à un niveau beaucoup plus élevé que celui observé chez les prédateurs indigènes.

A cet égard, et dans ces zones si particulières, les genres : *Chilocorus, Pharos-*

*cymnus* et *Lindorus* présentent un réel intérêt économique. Ils constituaient le matériel biologique dans lequel furent sélectionnées les espèces utilisées, comme :

— *Chilocorus bipustulatus* L. (v. *Iranensis*) (1)

— *Chilocorus stigma* SAY. originaire des États-Unis

— *Pharoscymnus ovoïdeus* SIC. originaire d'Iran

— et *Lindorus lophantae* BLAISD. souche d'Antibes (originaire d'Australie)

Leur implantation en Adrar connut des fortunes diverses :

— *Lindorus lophantae* BLAISD. dont l'aire de distribution s'accommode essentiellement de conditions climatiques subtropicales ne parvint jamais à s'acclimater malgré l'expédition au début de 1967 d'environ 6 000 adultes en 21 envois.

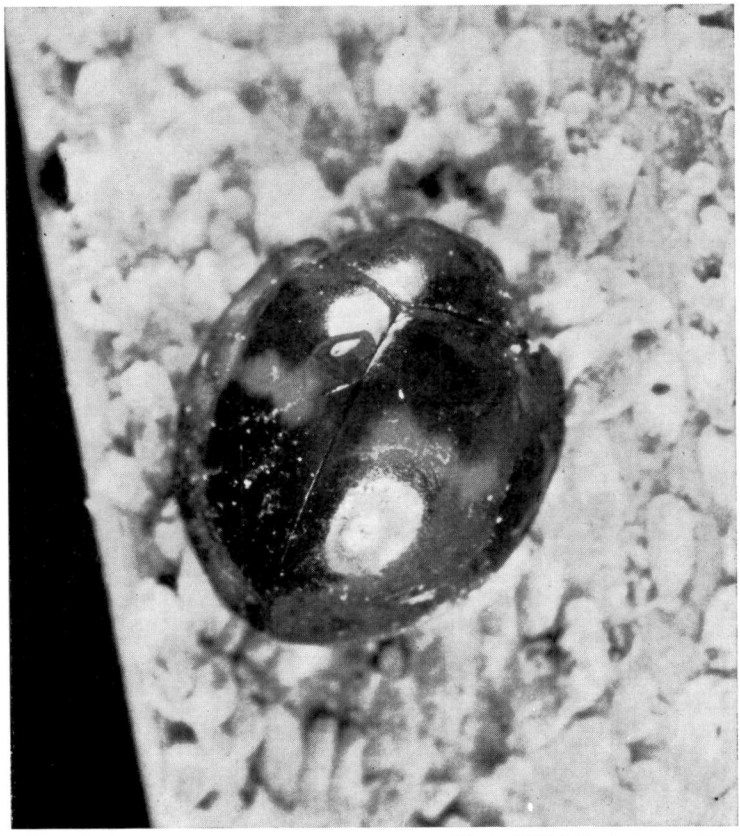


Photo INRA Zoologie, Antibes.

FIG. 1. — Chilocorus bipustulatus *L. var.* iranensis. *Adulte*

(1) Dans les clefs de détermination actuelles, il n'existe pas de critères systématiques qui permettent de différencier le *Chilocorus* originaire d'Iran du *Chilocorus bipustulatus* L. communément trouvé dans le bassin méditerranéen. Pourtant, les adultes originaires d'Iran présentent une taille plus grande et une coloration plus claire (grenat-fauve) ; de même, les larves des deux derniers âges portent une bande transversale et claire au moins trois fois plus large que celle qui existe sur les stades correspondant de l'espèce originaire de la Méditerranée.

De plus, ces *Chilocorus* provenant d'Iran présentent des caractéristiques écologiques et un comportement naturel tout à fait particuliers. Toutes ces raisons nous incitent à désigner momentanément les insectes originaires d'Iran comme une variété de l'espèce *bipustulatus* et à la nommer *Chilocorus bipustulatus iranensis* v. *nov.*

L'emploi de *Pharoscymus ovoïdeus* SIC., espèce très sensible aux attaques d'une grégarine (*Gregarina katherina* WATSON) ne laissait pas présager une augmentation suffisante du contrôle économique de la cochenille ; aussi, son acheminement vers Atar fut rapidement interrompu en 1967 au bout de 4 envois qui représentaient environ 400 adultes.

Pendant un certain temps, on crut à l'acclimatation possible de *Chilocorus stigma* SAY. (au cours de l'année 1967, 2 000 adultes furent envoyés en 15 envois et en 1968, 700 adultes furent expédiés en 7 envois). Pourtant, la sédentarisation de cette espèce fut un échec. Il tient à la fois aux conditions climatiques difficiles de l'Adrar, mais également à la grande sensibilité de cette coccinelle à la grégarine. L'étude précise de ce phénomène fait l'objet d'un développement plus complet dans un article consacré aux Sporozoaires parasites de coccinelles (LAUDÉHO, ORMIÈRES, IPERTI, 1969).

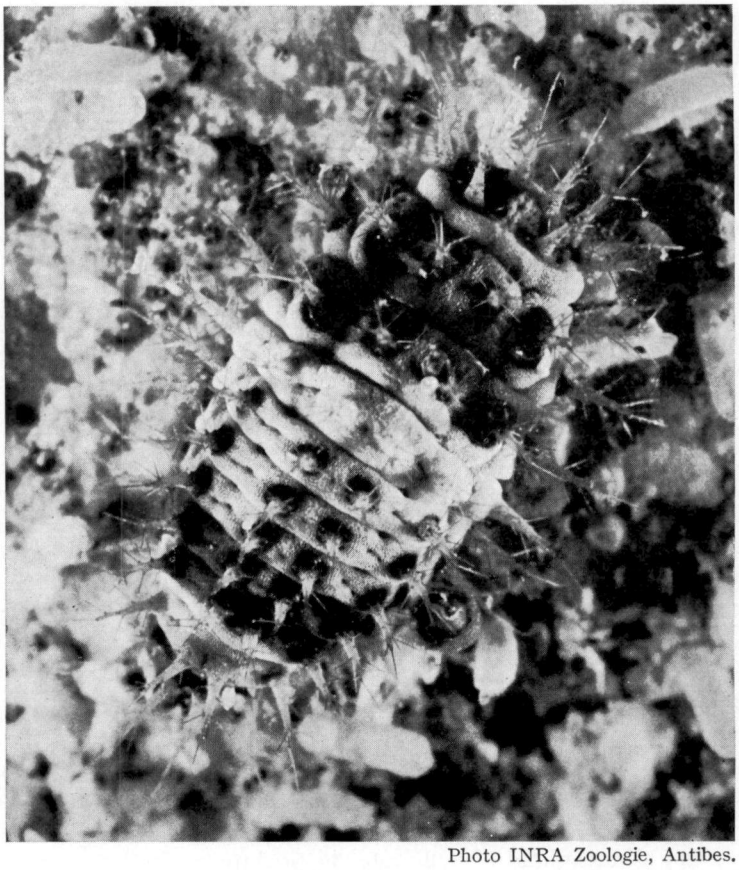


Photo INRA Zoologie, Antibes.

FIG. 2. — Chilocorus bipustulatus *L.*, *var.* iranensis. *Larve du 4e stade*

A ce jour, seul *Ch. b. iranensis* est parvenu à s'acclimater convenablement.

La présente note s'attache à définir les conditions d'introduction et d'acclimatation de *Ch. b. iranensis* dans une nouvelle contrée, à déterminer son compor-

tement naturel et à tirer des conclusions sur les possibilités d'utilisation de cet entomophage dans la lutte contre *P. blanchardi*.

## I. — INTRODUCTION DE « CHILOCORUS BIPUSTULATUS IRANENSIS » EN ADRAR MAURITANIEN

1° A la fin de 1966 et en accord avec le Muséum d'Histoire naturelle de Paris, M. GAILLOT effectua une mission dans des régions situées à proximité des foyers primaires de la cochenille blanche du palmier-dattier : en Iran et en Irak. Pendant son séjour il récolta entre autres entomophages : *Ch. b. iranensis*. Il expédia ces prédateurs vivants à la Station de Lutte biologique et de Zoologie d'Antibes (I. N. R. A.) (GAILLOT, 1967).

2° Dès réception, ils furent élevés dans une unité de quarantaine située à Valbonne, localité distante de 17 km d'Antibes. Leur multiplication permanente permit l'obtention régulière de souches saines de coccinelles (indemnes de maladies et de parasites) et leur envoi périodique en Mauritanie (IPERTI-BRUN, 1969).

3° L'expédition de *Ch. b. iranensis* depuis Antibes vers les nouvelles zones d'introduction s'effectue par voie aérienne. A cet effet, on place à l'intérieur d'une caissette en bois 100 à 200 prédateurs adultes. Cet emballage contient en outre une pastèque (contaminée par une cochenille : *Chrysomphalus ficus* ASHM.) destinée à assurer une alimentation suffisante des Coccinelles au cours d'un voyage dont la durée jusqu'à Atar peut se prolonger une semaine entière. La technique adoptée, pour faciliter l'acheminement d'insectes utiles et assurer leur survie, s'avère très convenable. En effet, en 1967, sur 2 600 *Ch. b. iranensis* adultes expédiés à Atar en 23 envois, 2 200 arrivèrent vivants (taux de survie : 74 p. 100). De même, en 1968, 2 500 *Ch. b. iranensis* adultes furent acheminés au même endroit en 20 envois et on nota un taux de survie égal à 87 p. 100.

4° Au fur et à mesure de leur arrivée en Adrar, les souches du prédateur nouvellement introduit sont mises en élevage. On effectue leur multiplication à l'intérieur d'enceintes placées au sein même des palmeraies proches d'Atar. Chaque cage de 2 m × 2 m × 2 m est faite d'une armature en bois recouverte sur toutes ses faces par une mousseline de nylon ; elle coiffe un petit palmier qui supporte une forte infestation de cochenille. Sur les 7 unités de multiplication destinées à recevoir les souches de coccinelles, trois furent consacrées à la production de *Ch. b. iranensis*. L'emplacement de ces cages est choisi de façon à faciliter l'acclimatation et la surveillance des nouvelles espèces prédatrices, donc en des lieux où règnent des conditions climatiques convenables et situés à proximité du laboratoire de campagne d'Atar.

L'obtention d'une quantité suffisante de prédateurs dans ces unités, permit, dès le mois de juillet 1967, le prélèvement périodique de coccinelles et leur libération dans la nature.

5° L'intervention directe des prédateurs contre *P. blanchardi* débuta dans la palmeraie d'Atar pour s'étendre progressivement à toutes les parcelles de palmiers-

TABLEAU I

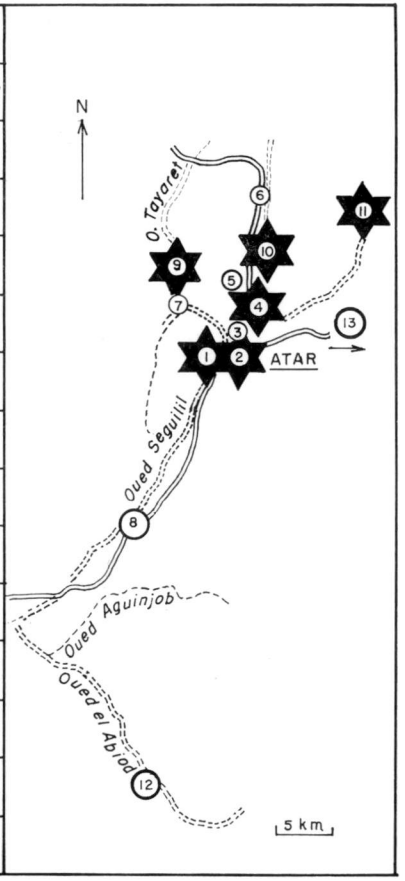
*Nombre de* Ch. b. iranensis *adultes lâchés dans les diverses palmeraies de l'Adrar mauritanien. Chronologie des interventions*

| Palmeraies | 1967 | | 1968 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Aut. | 5-XII | 2-I | 1-II | 20-II | 29-II | 5-III | 18-III | 26-III | 4-IV | 11-IV | 15-IV | 16-IV | V VI VII | 13-VIII | 31-VIII | 2-IX | 27-IX | X XI | 13-XII | 14-XII | 27-XII | Total |
| Atar R. D. | 200 | 100 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 300 |
| Atar R. G. | 200 | 100 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 300 |
| Kilomètre 2 | | 50 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 50 |
| Kilomètre 4 | | 300 | | | | | 75 | | | 200 | | | | | | | | | | | | | 575 |
| Terrouane | | | 150 | | | | | | | | | 100 | | | | | 80 | 80 | | | | | 410 |
| Ksar-Torchane | | | | 250 | | | | 90 | | | | | | | | | | | | | | | 340 |
| Azougui | | | | | 200 | | | | | | | | | | | | | | | | | | 200 |
| Hamdoun | | | | | | 50 | | | | | | | | | | | | | | | | | 50 |
| Tayaret | | | | | | | | | | | | | 600 | | 160 | 130 | | | | | | 700 | 1 590 |
| Tazagrez | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1200 | | | 1 200 |
| Taouaz | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 600 | | 600 |
| Toungad | | | | | | | | | | | | 420 | | | | | | | | | | | 420 |
| Chinguetti | | | | | | | | | | 200 | | | | | | | | | | | | | 200 |

Pas de lâchers

Pas de lâchers

| 1967 | | 1968 | | | | | | | | | | | | 1969 | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| AUT. | HIV. | J | F | M | A | M | J | J | A | S | O | N | D | J | F | M | PALMERAIES | N° |
| (L)↑ | | P | P | P | ↗ | ↗ | ↗ | ↘ | ↘ | ↘ | → | ↗ | ↗ | ↗ | ↗ | ↗ | ATAR (rive d^te) | 1 |
| | (L)↑ | (L)↑ | → | → | ↗ | ↗ | ↗ | ↘ | ↘ | → | ↗ | ↗ | ↗ | ↗ | ↗ | ↗ | ATAR (rive g^che) | 2 |
| (L)↑ | | → | → | ↗ | ↗ | ↘ | ↘ | → | → | (D)↓ | | | | | | | KILOMETRE 2 | 3 |
| | (L)↑ | → | → | ↗ | ↗ | ↗ | ↗ | → | ↘ | ↘ | ↗ | ↗ | ↗ | ↗ | ↗ | ↗ | KILOMETRE 4 | 4 |
| | | (L)↑ | → | → | (L)↑ | ↘ | ↘ | → | ↘ | (D)↓ | | | | | | | TERROUANE | 5 |
| | | | (L)↑ | (L)↑ | → | ↗ | ↗ | → | ↘ | ↘ | (D)↓ | | | | | | KSAR TORCHANE | 6 |
| | | | (L)↑ | (D)↓ | | | | | | | | | | | | | AZOUGUI | 7 |
| | | | | (L)↓ | ↗ | ↗ | ↘ | ↘ | ↘ | P | P | P | P | P | P | P | HAMDOUM | 8 |
| | | | | | (L)↑ | → | → | ↘ | (L)↑ | → | ↗ | (L)↑ | ↗ | ↗ | ↘ | ↗ | TAYARET | 9 |
| | | | | | | | | | | | | | (L)↑ | → | ↗ | ↗ | TAZAGREZ | 10 |
| | | | | | | | | | | | | | (L)↑ | → | ↗ | ↗ | TAOUAZ | 11 |
| | | | | | (L)↑ | → | → | P | P | P | P | P | P | P | P | P | TOUNGAD | 12 |
| | | | | (L)↑ | → | → | → | → | P | P | P | P | (L)↑ | P | P | P | CHINGHETTI | 13 |




(L)↑ *Lâcher d'adultes de Ch. b. var. iranensis*
P *Présence d'I.P.*
(D)↓ *Disparition d'I.P.*

→ *maintien*
↗ *augmentation*
↗ *forte augmentation*
↘ *diminution*
} *de la population de Ch. b. var. iranensis*

*Palmeraie d'acclimatation de Ch. b. var. iranensis,*
*Palmeraie où Ch. b. var. iranensis est présent,*
*Palmeraie où Ch. b. var. iranensis ne s'est pas acclimaté.*

FIG. 3. — *Lieux et époques des lâchers de* Ch. b. iranensis.
*Résultats de son acclimatation en Adrar mauritanien.*

dattiers étirées le long des principaux oueds de l'Adrar mauritanien (oued-Seguilil, oued-el-Abiod, oued-Tayaret et oued-Tengarada).

A l'intérieur de chaque zone, le choix des lieux de lâcher s'effectua selon une méthode particulière ayant pour but de déterminer des endroits préférentiels susceptibles de réunir le plus grand nombre de facteurs favorables à l'adaptation du prédateur. De surfaces réduites, ils présentaient tous des caractéristiques microclimatiques et trophiques privilégiées en des lieux où le couvert végétal revêtait une grande hétérogénéité et une forte densité.

Le tableau 1 donne un aperçu chronologique du nombre de *Ch. b. iranensis* adultes relâchés dans les diverses palmeraies de l'Adrar mauritanien depuis 1967 jusqu'à la fin de 1968.

Dans certaines palmeraies on observait déjà au début de 1968, une importante multiplication de *Ch. b. iranensis*. L'acclimatation d'un nouveau prédateur en Adrar mauritanien était en bonne voie (G. Iperti et Y. Laudého, 1968).

## II. — ACCLIMATATION DE « CH. B. IRANENSIS » DANS LES PALMERAIES DE L'ADRAR MAURITANIEN

*Ch. b. iranensis* est une coccinelle coccidiphage dont on connaît depuis assez longtemps les caractéristiques biologiques, mais dont les aptitudes écologiques restent mal définies. Espèce polyvoltine et polyphage, elle s'alimente essentiellement aux dépens des cochenilles *Diaspididae*. Les larves âgées et les imagos actifs détruisent quotidiennement plus de 100 *P. blanchardi* adultes. A 28°C et 45-50 p. 100 H. R. le cycle complet de la Coccinelle dure un mois environ. L'incubation des œufs varie de 5 à 8 jours et les 4 stades larvaires se succèdent en moins de 15 jours ; la nymphose dure de 6 à 8 jours. Une semaine après l'éclosion des insectes parfaits, la maturation sexuelle est achevée. A ce moment les adultes s'accouplent et les femelles commencent à pondre. Au stade imaginal, la longévité des coccinelles dépasse en moyenne 60 jours et peut se prolonger quatre à cinq mois. Tout au long de son existence, la femelle dépose presque journellement des œufs isolés ou groupés (5 à 8), cachés sous les boucliers des cochenilles ou apparents, sur les pullulations du ravageur. Sa ponte totale atteint en moyenne 750 œufs mais dépasse fréquemment 1 200.

Coccinelle très vorace et très prolifique, *Ch. b. iranensis* a plusieurs générations par an (6 à 8 dans les conditions climatiques d'Atar) et ne présente aucun arrêt de développement bien marqué. En l'absence de tout ennemi naturel, ce prédateur inféodé aux strates élevées s'avère un précieux auxiliaire dans la lutte contre les cochenilles diaspines qui vivent aux dépens des arbres.

Indépendamment de la présence d'hôtes convenables, les caractéristiques physiques et botaniques du milieu jouent un rôle capital dans l'implantation d'un entomophage. Leur action permanente crée en certains endroits des conditions favorables à l'acclimatation des nouveaux prédateurs. Dans la nature cela se concrétise par l'apparition de foyers de multiplication de coccinelles dont certains coïncident avec les lieux de lâchers (kilomètre 2) mais dont d'autres sont plus éloignés (Atar, rive gauche).

Parmi les facteurs susceptibles de favoriser ou d'entraver la sédentarisation d'un nouveau prédateur, nous analyserons plus particulièrement le rôle du micro-

climat, qui dépend essentiellement de la nature du couvert végétal dans les diverses palmeraies et l'influence des conditions climatiques au cours des saisons successives.

### 1. *L'acclimatation de* Ch. b. iranensis *dans les diverses palmeraies de l'Adrar mauritanien*

Vers la fin de 1957 commencèrent les lâchers de *Ch. b. iranensis* adultes dans 4 parcelles de palmiers-dattiers situés à proximité immédiate d'Atar, plus précisément à l'est, au nord et à l'ouest de la ville.

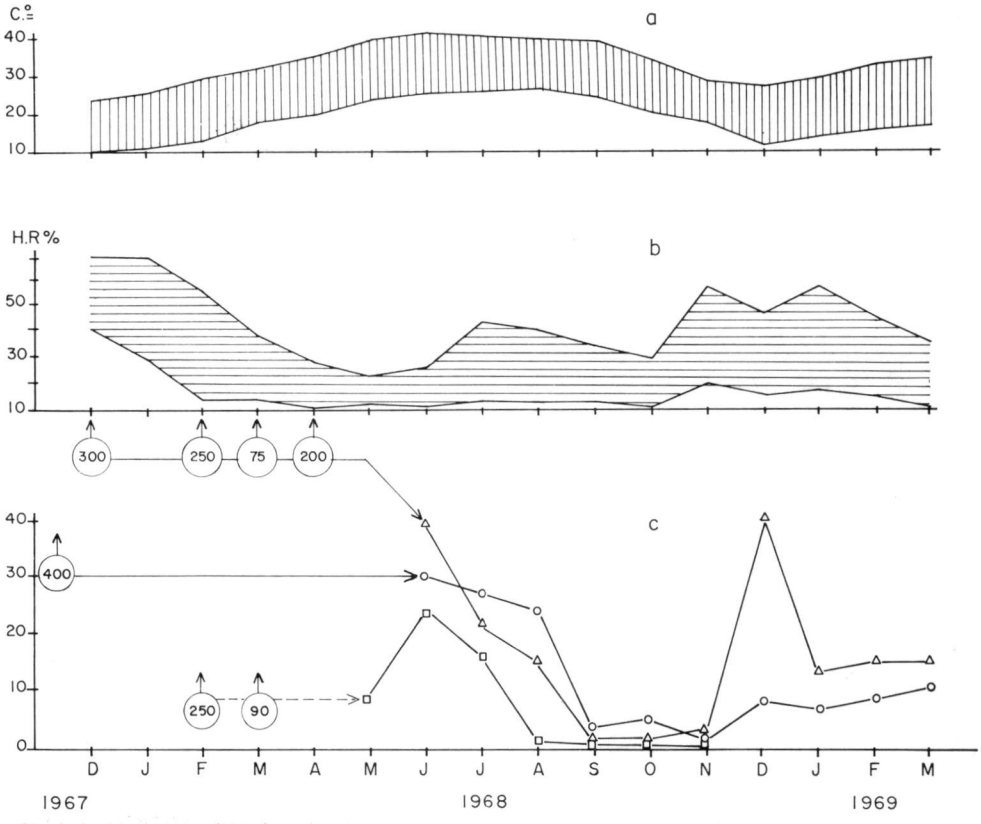



FIG. 4. — *Dynamique de la population de* Ch. b. iranensis *sur 3 palmeraies, en fonction des conditions climatiques*

*a*) Température moyenne mensuelle (°C)
*b*) Hygrométrie moyenne mensuelle (H. R.)
*c*) Nombre moyen de *Ch. b. iranensis* adultes observés mensuellement par palmier.
Lâchers effectués dans les palmeraies de

△ km 4
○ Atar (*rive droite*)
□ Ksar-Torchane

Au début du printemps 1968 on pouvait déjà rencontrer d'importantes colonies de coccinelles dans toutes les zones choisies, principalement au « Kilomètre 2 ». Simultanément de nouveaux lâchers se poursuivaient pendant les mois de janvier, de février, de mars et d'avril dans 7 autres palmeraies de l'Adrar mauritanien (la majorité d'entre elles s'étendent au nord d'Atar et la plus éloignée (Chinguetti) se trouve à 100 km de cette ville).

Jusqu'à la fin du printemps on observait dans presque tous les biotopes d'introduction une intense multiplication de coccinelles. Pendant la saison chaude qui intervient au mois de juin, de juillet et d'août, aucun lâcher ne fut effectué. Durant cette période on constatait, dans toutes les palmeraies précédemment colonisées, une diminution considérable de l'activité prolifique des prédateurs et l'on enregistrait une baisse importante de leur densité. En certains lieux, on notait même à partir du mois de septembre la disparition complète des coccinelles comme au Kilomètre 2, à Terrouane, à Ksar-Torchane et Azougui.

Partout ailleurs, dès le mois d'octobre, la multiplication des prédateurs reprenait. Au mois de novembre 1968 le niveau de population de *Ch. b. iranensis* s'accroissait considérablement. On assistait alors à une nouvelle extension de l'aire de distribution de la Coccinelle depuis les foyers initiaux d'introduction.

En décembre 1968, deux nouvelles palmeraies recevaient des prédateurs, (Tazagrez et Taouaz). Tout d'abord, ils se maintenaient, puis à partir du mois de février 1969, ils se multipliaient abondamment. La figure 1 résume le détail des opérations d'introduction effectuées en Adrar mauritanien, l'évolution des populations prédatrices relâchées dans les diverses palmeraies et le résultat de leur acclimatation, après un peu plus d'un an d'existence en conditions naturelles.

Au mois de mars 1969, un an et demi après l'introduction d'une nouvelle espèce prédatrice en Adrar mauritanien on pouvait présenter un bilan très positif de l'expérimentation entreprise ; pendant ce laps de temps, treize palmeraies importantes firent l'objet d'une intervention :

— *Ch. b. iranensis* paraît complètement acclimatée et continue à étendre son implantation dans 6 périmètres cultivés en palmiers-dattiers : Atar (rive droite), Atar (rive gauche), Kilomètre 4, Tayaret, Tazagrez et Taouaz.

— Le prédateur manifeste sa présence dans trois autres lieux d'introduction : à Hamdoun, à Toungad, et à Chinguetti.

Enfin, à ce jour, la nouvelle espèce de coccinelle ne s'est pas maintenue dans 4 palmeraies. Différentes raisons expliquent leur adaptation éphémère ou leur non acclimatation dans ces parcelles :

— *Au Kilomètre 2 :* la réduction considérable de la population de cochenilles ne peut plus permettre le maintien des coccinelles (l'infestation en *P. blanchardi* atteint maintenant la note 0 et au maximum 1/2).

— *A Azougui* les lâchers de *Ch. b. iranensis* furent effectués dans de mauvaises conditions avec des adultes très affaiblis.

— *A Ksar-Torchane et à Terrouane* de nombreuses raisons ont contribué à empêcher cette sédentarisation, comme le trop grand espacement des palmiers-dattiers dans les parcelles, la petite taille des arbres, le niveau de population des cochenilles très insuffisant, le mauvais choix de l'époque et de la zone de lâcher.

Il ne faut pas non plus oublier les difficiles conditions climatiques qui caractérisaient ces deux palmeraies.

### 2. *Influence de la saison sur l'acclimatation de* Ch. b. iranensis *en Adrar mauritanien*

— Deux périodes critiques peuvent gêner l'implantation de la Coccinelle :
une période chaude aux mois de juillet, août et septembre
une période froide aux mois de décembre, janvier et février

*a*) Pendant la période chaude, on note une chute de la population prédatrice. Les adultes cessent leur activité et se regroupent en certains endroits préférentiels où les fortes températures estivales se trouvent compensées par un degré hygrométrique relativement élevé. L'existence de ces zones privilégiées, au sein des palmeraies, détermine en partie la survie ou la disparition des *Ch. b. iranensis*.

A la fin du mois de septembre on peut déjà apprécier les possibilités d'implantation de la nouvelle espèce prédatrice dans chaque palmeraie choisie comme zone d'introduction et même entrevoir une éventuelle acclimatation ou pressentir une inadaptation définitive.

Les journées estivales durant lesquelles les températures maximales dépassent 40°C gênent considérablement l'activité des prédateurs, nuisent à leur reproduction et s'avèrent donc tout à fait impropres à la pratique des lâchers.

L'expérience mauritanienne montre qu'il est toujours délicat de définir avec précision, en conditions naturelles, le seuil supérieur de température létale d'un insecte. Même aux époques les plus difficiles, des conditions favorables à la survie de l'espèce peuvent exister en de rares endroits. Cette expérimentation a permis d'évaluer, dans la nature, la capacité d'estivation d'une espèce multivoltine à environ 60 jours. Durant cette période, on note un net ralentissement d'activité de ses fonctions physiologiques essentielles.

*b*) Pendant la période froide, on observe également une diminution de la densité des prédateurs, mais nulle part, à cette époque, on n'a encore enregistré une disparition définitive de leur population. On peut donc envisager la pratique des lâchers en hiver.

Les possibilités d'estivation et à un degré moindre celles d'hibernation de *Ch. b. iranensis* en Adrar mauritanien influent de façon essentielle sur l'éventuelle réussite de son acclimatation dans les différentes palmeraies de la contrée.

En résumé, la sélection des zones destinées à recevoir les prédateurs exotiques joue un rôle beaucoup moins important dans leur future implantation que le choix de la période d'introduction. A de rares exceptions près on doit souligner les difficultés d'acclimatation rencontrées par toutes les souches de coccinelles lâchées à partir de la fin du mois de mars et au mois d'avril à la veille de la période chaude.

## III. — COMPORTEMENT NATUREL DE « CHILOCORUS BIPUSTULATUS IRANENSIS » EN ADRAR MAURITANIEN

L'étude du comportement naturel de *Ch. b. iranensis* dans sa nouvelle région d'introduction procure des renseignements écologiques indispensables à la compréhension de son efficacité prédatrice. Dans les conditions particulières de l'Adrar mauritanien, elle permet de connaître la véritable valeur économique de l'espèce entomophage. Pour y parvenir, nous nous sommes tour à tour attachés :

— à préciser les périodes d'intense multiplication du prédateur en palmeraie,
— à définir son mode de dispersion au niveau des parcelles et au sein de l'arbre,
— à déterminer son activité par rapport aux prédateurs indigènes,
— à évaluer son efficacité prédatrice sur *P. blanchardi*
— et à estimer le niveau de sa population après un peu plus d'un an d'acclimatation.

### 1. *Dynamique de la population de* Ch. b. iranensis *en palmeraie*

Des relevés écologiques périodiques effectués dans 3 palmeraies donnent une idée assez précise de l'évolution de la population de *Ch. b. iranensis* selon l'époque de l'année, le climat et le lieu d'introduction ; les trois palmeraies diffèrent assez sensiblement l'une de l'autre.

— L'une, située à Atar (rive droite) constitue une plantation très touffue, traditionnelle et ancestrale. Des arbres de toutes tailles s'enchevêtrent sans ordre et supportent des contaminations en *P. blanchardi* moyennes ou assez fortes. Elle fit l'objet d'un premier lâcher de coccinelles en automne 1967.

— Les deux autres, situées au Kilomètre 4 et à Ksar-Torchane forment au contraire des plantations plus aérées et conduites selon les normes du verger moderne, surtout la dernière. Le niveau d'infestation en cochenille s'avère plus élevée au Kilomètre 4 et plus faible à Ksar-Torchane. Dans ces 2 parcelles les coccinelles furent introduites au début de 1968.

A l'intérieur de chaque palmeraie le contrôle porte sur 50 à 100 arbres.

La figure 2 résume les résultats obtenus dans ces trois zones au cours de l'année 1968. Le nombre moyen de prédateurs adultes observés mensuellement reste à peu près comparable dans toutes les palmeraies contrôlées. Deux périodes semblent particulièrement favorables à l'augmentation de la densité des coccinelles ; l'une aux mois de mai et de juin, l'autre au mois de décembre. Elles se situent respectivement avant l'apparition des fortes chaleurs et avant celle de l'hiver.

Dans les parcelles qui supportent des populations de *P. blanchardi* dont l'importance varie selon les arbres, la densité moyenne des prédateurs atteint environ 40 adultes par palmier-dattier au moment de leur intense multiplication.

Ces données relatives peuvent permettre de comparer les possibilités d'acclimatation au sein des diverses palmeraies contrôlées ; leur état de réceptivité dépend

de la présence d'une grande quantité des facteurs : trophiques, botaniques, microclimatiques etc. Les résultats enregistrés dans les trois parcelles donnent seulement des indices, difficiles à interpréter quand on veut pousser plus loin leur analyse. En fait, on peut constater la parfaite acclimatation de *Ch. b. iranensis* au Kilomètre 4 (parcelle verger) et à Atar rive gauche (parcelle touffue) et son échec à Ksar-Torchane (parcelle verger). L'état de la palmeraie à Atar (rive gauche) rend mal aisés les contrôles écologiques et la prospection des couronnes de tous les arbres ; ils s'avèrent beaucoup plus facile au Kilomètre 4. Aussi, il serait vain de vouloir attribuer une plus grande réceptivité à la seconde palmeraie par la seule lecture du graphique 2, surtout si l'on tient compte des résultats obtenus au tableau 2 ; ils montrent parfaitement l'attractivité exercée par la couronne des grands palmiers sur les adultes de *Ch. b. iranensis* dont la descendance larvaire est plus grande à ce niveau végétal élevé.

TABLEAU 2

*Nombre moyen de* Ch. b. iranensis *récoltés mensuellement par palme* (adultes et larves)

| 1968 | Sur la couronne d'un palmier de 10 m de haut | | Sur la couronne d'un palmier de 3 m de haut | |
|---|---|---|---|---|
| Mois | Adultes | Larves | Adultes | Larves |
| Juin | 2,4 | 0,5 | | |
| Juillet | 7,4 | 0 | 6 | 0 |
| Août | 4,6 | 0 | 3 | 0 |
| Septembre | 0,7 | 0,2 | 0,25 | 0 |
| Octobre | 5,4 | 8,4 | 0 | 0 |
| Novembre | 5,4 | 8,4 | 0 | 0 |
| Décembre | | | 1,25 | 0,9 |

Les prospections périodiques et régulières des palmeraies permettent par contre, de suivre avec précision l'extension de la coccinelle.

### 2. *Dispersion de* Ch. b. iranensis *dans les parcelles*

Afin de suivre la dispersion des prédateurs, deux parcelles de palmiers-dattiers situées au Kilomètre 4 et à Ksar-Torchane firent l'objet d'une surveillance particulière. Mois après mois on a pu définir le contour de la zone d'extension de la coccinelle comme le montrent les figures 5 et 6.

A partir des lieux de lâchers, on constate une dispersion en tache d'huile. Le nombre de palmiers-dattiers visités par les coccinelles s'accroît très rapidement. En juin 1967, cinq mois après leur introduction, on observe sur les deux parcelles une dispersion maximale des prédateurs. La surface colonisée correspond en général à l'aire d'un cercle dont le rayon varie de 30 à 50 mètres.

A l'époque des fortes chaleurs, les adultes présentent une activité plus réduite.

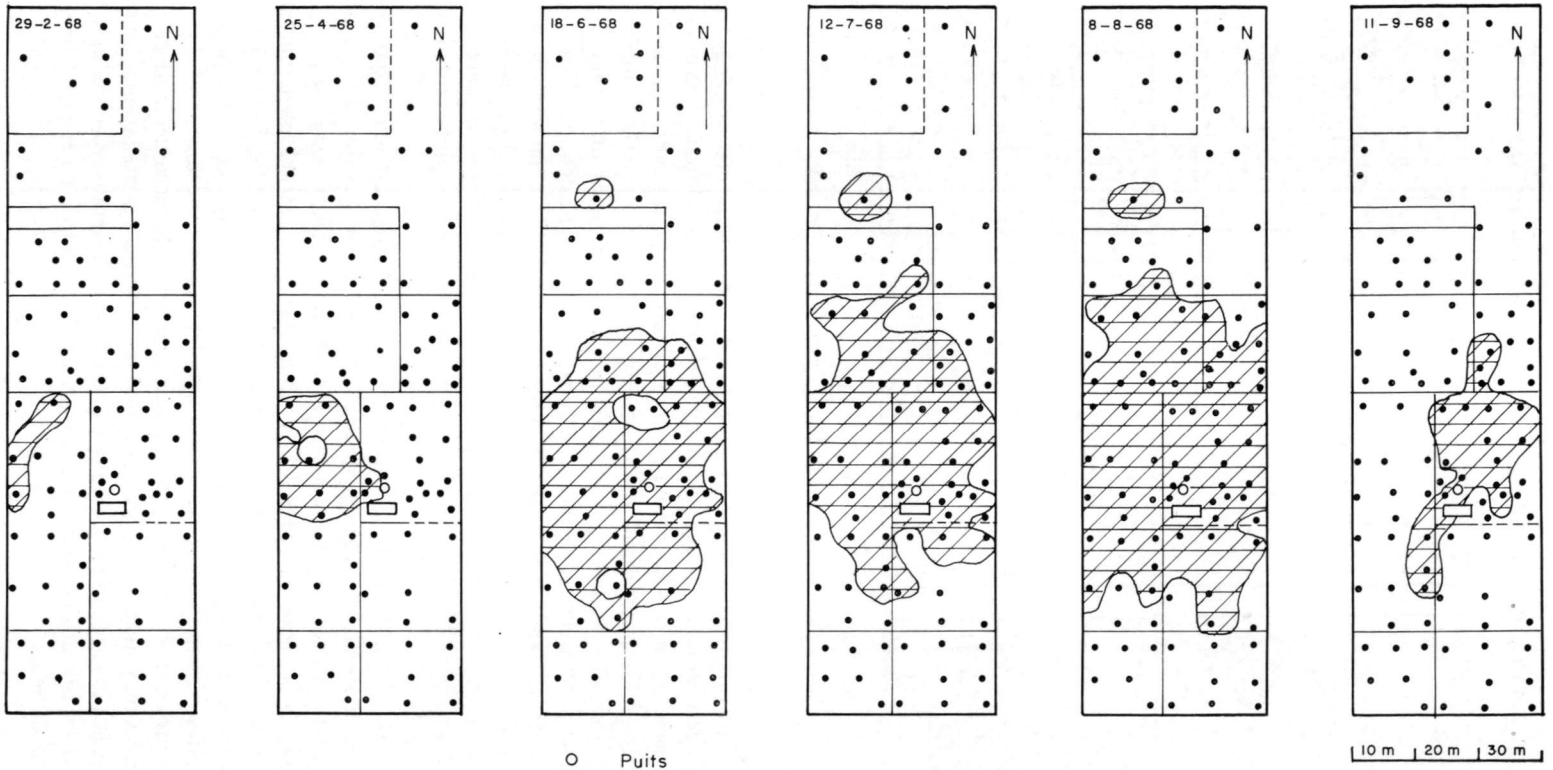



FIG. 5. — *Dispersion de* Ch. iranensis *au kilomètre IV*

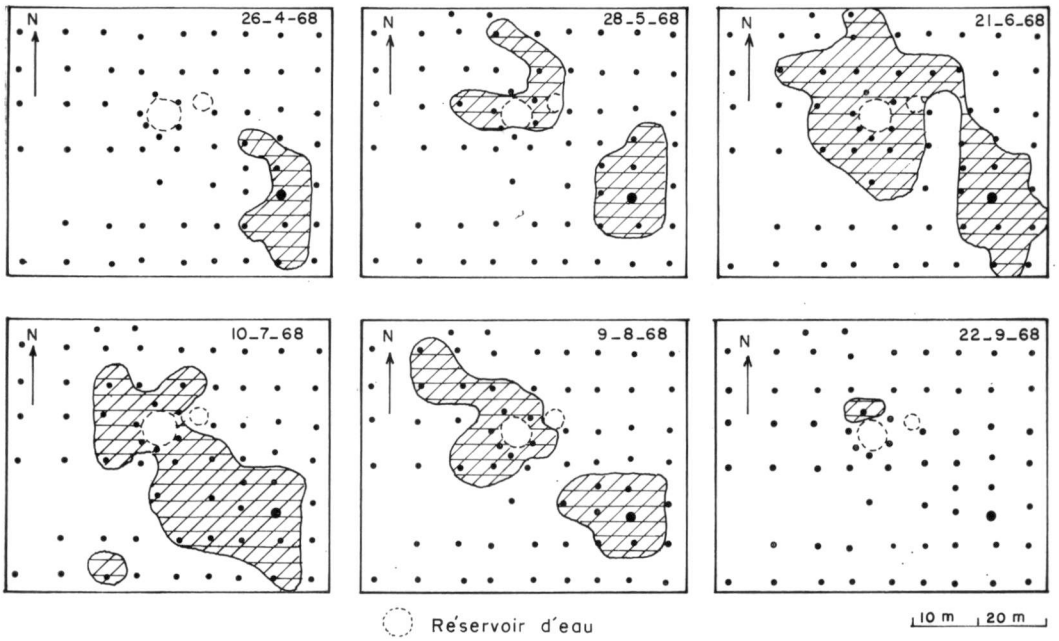



FIG. 6. — *Dispersion de* Ch. iranensis *à Ksar-Torchane*

Ils abandonnent progressivement les endroits où les conditions climatiques s'avèrent trop difficiles pour se regrouper en des lieux où règne un microclimat plus convenable. Ces milieux privilégiés se situent, en général, à proximité des puits ou des bassins d'irrigation, là où l'humidité reste à un niveau relativement élevé. Le comportement naturel des coccinelles ne peut pas être assimilé ici à une réelle migration. Il s'agit d'un processus particulier par lequel les adultes sélectionnent des microclimats préférentiels et se regroupent dans certains biotopes attractifs sous l'influence de stimulus externes. Selon la définition de HAGEN, on se trouve en présence de rassemblements climatotactiques déjà connus chez d'autres espèces de coccinelles (*Epilachna*) et de parasites (*Chalcidiens*). En Adrar mauritanien le phénomène présente une plus faible ampleur.

A partir de la fin du mois de septembre, on note une nouvelle dispersion des coccinelles. Elles étendent progressivement leur aire de prospection à de nouveaux palmiers-dattiers et exercent une activité prédatrice redevenue normale.

En hiver, *Ch. b. iranensis* présente un comportement naturel assez semblable à celui observé en été ; il se manifeste avec moins d'ampleur. Il diffère sensiblement de celui enregistré chez les prédateurs indigènes (*Ph. anchorago* et *Cybocephalus* sp.) dont les adultes n'abandonnent jamais les palmiers qui les abritent.

Année après année, on pourra certainement préciser le mécanisme de ce phénomène saisonnier où pendant les périodes chaudes et froides, les prédateurs introduits abandonnent la plus grande partie de la palmeraie et se regroupent momentanément en certains lieux privilégiés pour assurer leur survie, avant de reprendre leur dispersion en tache d'huile.

3. *Activité de* Ch. b. iranensis *comparée à celle des prédateurs indigènes*

Dans les palmeraies de l'Adrar, on note, pendant toute l'année, une certaine activité des adultes de *Ch. b. iranensis*, variable avec la saison. Par contre, on ne rencontre aucune larve durant les mois de juin et de juillet et leur densité diminue considérablement aux mois de janvier et de février.

Une étude précise effectuée sur un palmier-dattier situé dans la zone d'Atar et bien contaminé par la cochenille a permis de suivre l'évolution de la densité des différents ennemis naturels de *P. blanchardi* (indigènes ou introduits). La détermination des époques durant lesquelles *Cybocephalus* sp., *Ph. anchorago* et *Ch. b. iranensis* présentent de fortes pullulations, procure des renseignements précis sur la période durant laquelle ils manifestent effectivement une intense activité prédatrice. Elle situe également le rôle antagoniste complémentaire de la Coccinelle introduite par rapport à celui de la faune entomophage indigène.

*Cybocephalus* sp. et *Ph. anchorago* jouent un rôle économique non négligeable surtout pendant la première partie de l'année, après la période froide et avant la période chaude (G. Iperti et Y. Laudého, 1969). *Ch. b. iranensis* se manifeste également durant cette époque, mais présente un maximum d'activité pendant la seconde partie de l'année, après l'époque des fortes chaleurs. A ce moment, la densité des stades larvaires et imaginaux de la Coccinelle introduite, se maintient à un niveau particulièrement élevé, estimé environ à 7 individus par palme. Sur le plan écono-

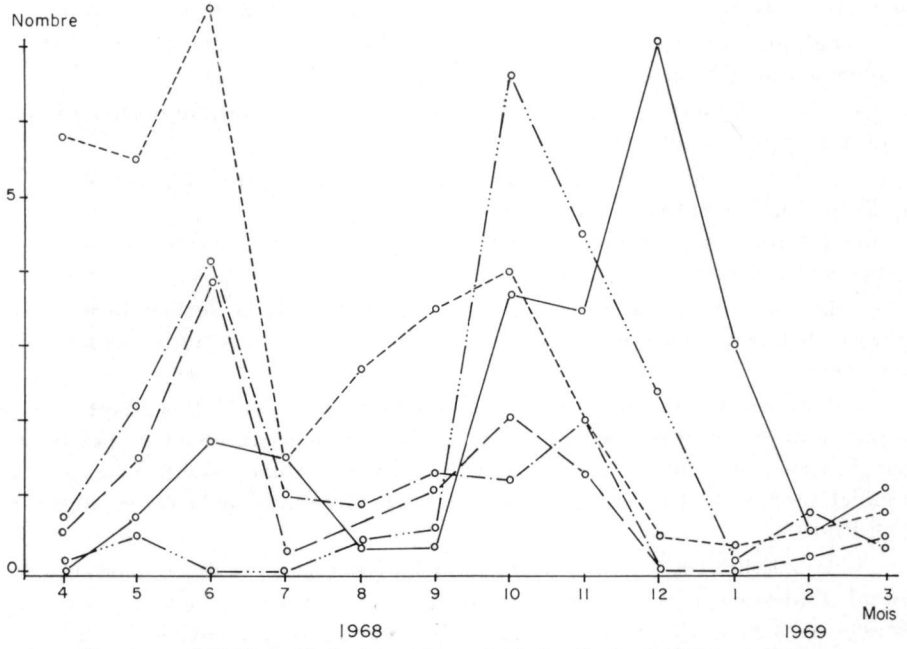



Fig. 7. — *Activité de* Ch. b. iranensis *comparée à celle des prédateurs indigènes*

Coccinelle introduite : *Ch. b. iranensis :* nombre de larves par palme — ••• — nombre d'adultes par palme ——

Coccinelles indigènes : *Ph. anchorago :* nombre de larves par palme — • — nombre d'adultes par palme — — — *Cybocephalus* sp. : nombre d'adultes par palme - - - -

mique, non seulement *Ch. b. iranensis* renforce l'activité prédatrice des entomophages déjà présents, mais il prend le relais de ces derniers pour combattre la Cochenille à une époque où le ravageur enregistre une baisse considérable de population, due aux effets du climat particulièrement défavorable de l'été. Le moment où la nouvelle coccinelle intervient avec le maximum d'intensité ne fait qu'accroître son efficacité dans la lutte contre *P. blanchardi* (voir fig. 7).

### 4. *Efficacité manifestée par* Chilocorus bipustulatus L. iranensis *à l'égard de* P. blanchardi

Il s'avère toujours délicat de vouloir évaluer directement l'efficacité réelle d'un entomophage, même introduit ; il nous a semblé préférable de l'estimer indirectement par la détermination du niveau de population de la cochenille. La comparaison des résultats obtenus dans les parcelles où *Ch. b. iranensis* s'est acclimatée avec ceux enregistrés dans les endroits encore dépourvus de prédateurs introduits procure des indications significatives. La notation périodique de l'infestation des palmiers-dattiers en cochenilles s'effectue à trois niveaux différents de l'arbre : au cœur, sur la couronne intérieure et sur la couronne extérieure ; l'obtention de ces trois notes permet de caractériser l'état sanitaire des végétaux. (La signification des notations est développée dans le travail de LAUDEHO et BENASSY, 1969).

Afin d'essayer de préciser l'influence de *Ch. b. iranensis* sur *P. blanchardi*, il fut procédé à des contrôles réguliers du niveau d'infestation de la Cochenille sur 10 palmiers dans chacune des trois parcelles choisies et situées dans la zone d'Atar :

— La première parcelle constitue la zone témoin, elle se caractérise par l'absence de nouveaux prédateurs (voir fig. 8 A et $A_1$) ;

— la seconde se trouve dans une zone où *Ch. b. iranensis* fut apporté récemment au printemps de 1968 (voir fig. 8 B et $B_1$) ;

— et la troisième se situe en un lieu où les coccinelles furent lâchées, il y a quelque temps déjà, en automne 1967 (voir fig. 8 C et $C_1$).

Les résultats résumés dans la figure 6 portent sur les 8 derniers mois de 1968, ils appellent quelques remarques :

— dans la parcelle témoin, le niveau d'infestation de la Cochenille se stabilise durant le deuxième semestre de 1968 entre les notes 2 et 3 pour toutes les parties des palmiers observés (voir fig. 8 $A_1$) ;

— dans la zone où des lâchers intervinrent récemment et pendant la même époque, le niveau d'infestation de la Cochenille diminue sensiblement. Les notes du cœur, des couronnes intérieure et extérieure qui se répartissaient entre 2 et 4 au mois de juillet 1968, se situent entre 1 et 3 au mois de décembre de la même année (voir fig. 8 $B_1$) ;

— dans le lieu où l'on apporta plus tôt les coccinelles, la diminution du niveau général d'infestation de *P. blanchardi* déjà très marquée au mois de juillet 1968 (notes étagées entre 1 et 2) devient particulièrement nette au mois de décembre 1968 (notes situées entre 1/2 et 1 1/4) (voir fig. 8 $C_1$).

Une analyse plus complète des résultats obtenus apporte des renseignements fort importants sur les modalités d'attaque du nouveau prédateur. Non seulement

son action entraîne une baisse globale de la population de cochenille dans toutes les parcelles où *Ch. b. iranensis* poursuit son acclimatation, mais elle permet de noter une forte diminution de *P. blanchardi* au niveau de la couronne intérieure et surtout du cœur. Or, la situation privilégiée de ce dernier organe du palmier, lui confère une aptitude particulière à abriter les foyers primaires de la Cochenille, susceptibles de développer les futures pullulations du ravageur.

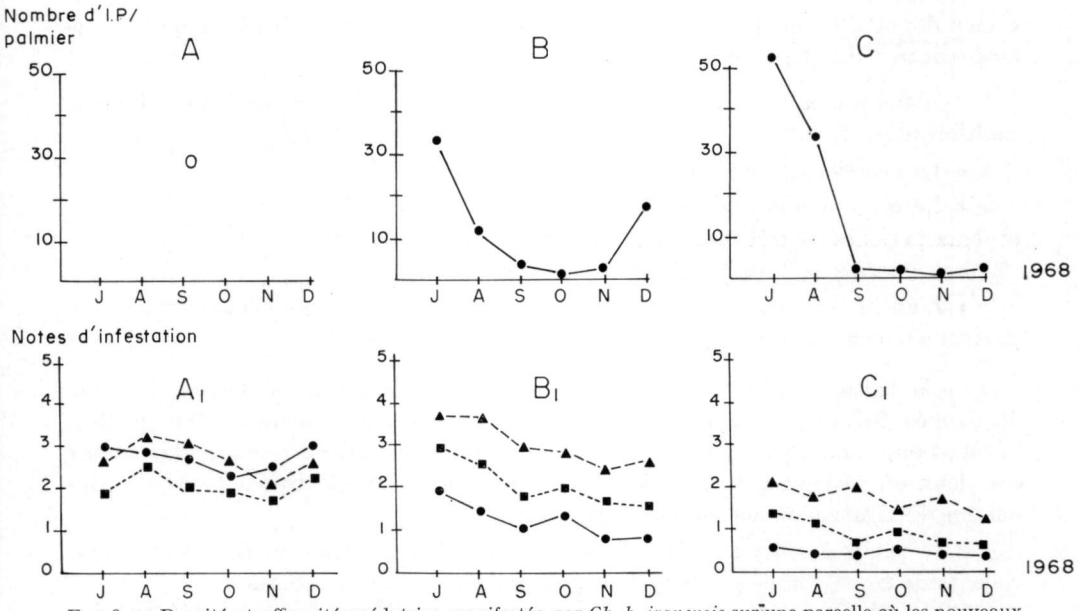



FIG. 8. — Densité et efficacité prédatrice manifestée par *Ch. b. iranensis* sur une parcelle où les nouveaux prédateurs furent apportés au printemps de 1968 (B et $B_1$) et sur une parcelle où les coccinelles furent lâchées en automne 1967 (C et $C_1$) par rapport à une parcelle témoin (A et $A_1$).

● Note du cœur
▲ Note de la couronne intérieure
■ Note de la couronne extérieure

### 5. *Évaluation de la population de* Ch. b. iranensis

Pour connaître le degré d'acclimatation du nouveau prédateur il importait de définir le taux d'accroissement de la population de *Ch. b. iranensis* à la fin de la première période de multiplication.

L'estimation du nombre de prédateurs présents au mois de juin 1968 porte sur la seule palmeraie d'Atar (rive gauche) dont on estime la superficie à 40 ha. La densité de plantation correspond dans cette zone, à 150 arbres en moyenne par hectare. Le recensement de la population de coccinelles intéresse donc près de 6 000 palmiers-dattiers.

Au mois de juin 1968, toute la zone concernée abritait de nouveaux prédateurs, à raison de 50 imagos en moyenne par arbre.

Donc, 6 mois après la première intervention biologique menée dans la palmeraie d'Atar (rive gauche) on pouvait estimer à plus de 300 000 le nombre de coccinelles adultes en voie de sédentarisation.

Par rapport à la faible quantité d'adultes libérés dans le biotope au début de 1968 (300 individus environ), la population se trouve multipliée par mille, dans un temps relativement court. Cela implique non seulement l'existence de conditions climatiques et trophiques favorables, mais également l'absence d'ennemis naturels actifs et souligne encore la plasticité écologique de *Ch.b. iranensis* dans sa nouvelle aire de répartition.

En résumé, l'étude du comportement naturel de *Ch. b. iranensis* en Adrar mauritanien donne d'intéressantes informations sur les caractéristiques écologiques d'une espèce introduite dans un nouveau milieu :

— dans les palmeraies d'Atar, la Coccinelle présente deux périodes d'intense multiplication :

- La première au mois d'avril, mai et juin.
- La seconde aux mois d'octobre, novembre et décembre.

et deux périodes d'arrêt de reproduction :

- L'une aux mois de janvier et de février.
- L'autre aux mois de juillet, août et septembre (Seule cette dernière est particulièrement marquée)

— la baisse d'activité du prédateur correspond aux saisons chaude et froide de l'année. Même à ce moment-là, il ne quitte jamais la palmeraie, tout au plus, assiste-t-on, durant les mois de forte chaleur à un regroupement des individus autour des lieux où règnent des conditions microclimatiques privilégiées à proximité des bassins d'irrigation ou des mares d'eau permanentes ;

— à partir des lieux de lâcher, la dispersion des adultes peut être comparée à celle d'une tache d'huile par le rythme et la régularité de son extension.

Durant le premier semestre 1968 et dans les meilleures conditions (Atar, rive droite), on peut estimer la surface colonisée à celle d'un cercle d'environ 100 mètres de diamètre et la densité moyenne de coccinelles à 50 individus par arbre.

— *Ch. b. iranensis* manifeste un maximum d'activité après l'époque de fortes chaleurs à une période où les prédateurs indigènes montrent un net ralentissement dans leur multiplication et où le niveau d'infestation de la Cochenille diminue considérablement.

— Dans les zones d'acclimatation la Coccinelle exotique présente une efficacité prédatrice intéressante. Des observations suivies permettent d'enregistrer un abaissement notable du niveau de population de la Cochenille dont les notes d'infestation passent de 3-4 au mois de juin 1968 à 1-2 au mois de décembre de la même année.

— Six mois après les premiers lâchers et pour la seule palmeraie d'Atar (rive droite), qui s'étend environ sur 40 ha, on estime la population de *Ch. b. iranensis* à plus de 300 000 individus.

L'analyse du comportement naturel du nouveau prédateur et les résultats obtenus au cours d'une année d'intervention bio-écologique permettent, dès à présent, de mieux définir les possibilités d'utilisation de *Ch. b. iranensis* contre la Cochenille blanche du palmier-dattier.

## IV. — POSSIBILITÉS D'UTILISATION DE « CH. B. IRANENSIS » DANS LA LUTTE CONTRE « P. BLANCHARDI »

Les possibilités d'utilisation de *Ch. b. iranensis* dans la lutte contre *P. blanchardi* découlent évidemment de ses aptitudes biologiques mais également du comportement naturel qu'il manifeste dans sa zone d'introduction. Certains facteurs comme les conditions climatiques de l'année où les méthodes culturales couramment pratiquées dans la région peuvent jouer un rôle non négligeable dans le mode d'intervention bio-écologique à concevoir.

*Ch. b. iranensis* est un prédateur vorace et prolifique. Or, dans les palmeraies de l'Adrar, *P. blanchardi* constitue la seule nourriture possible de la Coccinelle. Cette situation favorise indiscutablement son activité antagoniste contre le ravageur. Elle se trouve encore renforcée par l'absence d'ennemis naturels importants à l'exception de quelques grégarines et de certains prédateurs occasionnels. Par contre, les rigueurs d'un climat semi-désertique freinent parfois le développement des nombreuses générations annuelles et délimitent avec rigueur deux saisons pendant lesquelles il peut se multiplier convenablement : au printemps et surtout en automne. Durant ces périodes la Coccinelle envahit progressivement et uniformément toute une palmeraie, à partir des lieux choisis pour le lâcher des prédateurs ; parfois on assiste même à la création de foyers secondaires de dispersion situés assez loin des endroits initiaux où furent libérés les premières coccinelles.

Au niveau des palmeraies, après l'apport des coccinelles on observe toujours une période de stagnation de 1 à 3 mois, pendant laquelle l'extension en surface de la nouvelle espèce prédatrice s'effectue mal ou lentement. Puis tout à coup on note une intense dispersion des prédateurs qui envahissent toute la surface plantée en palmiers dattiers. Ainsi, l'acclimatation dans la majeure partie de la palmeraie d'Atar a demandé un peu plus d'un an.

Il peut sembler prématuré de définir l'efficacité prédatrice de *Ch. b. iranensis* 12 mois seulement après son introduction. Pourtant dans toutes les zones où des relevés précis furent effectués on constate une bonne efficacité dans la lutte contre la Cochenille, supérieure même, aux interventions chimiques précédemment essayées. En 6 mois, la parcelle située au Kilomètre 2 fut pratiquement débarrassée de *P. blanchardi*. Les notes d'infestation de cochenille (notes : 3 ou 4) chutaient brutalement au mois d'octobre 1968 (notes : 0 ou 1/2). De l'avis même de la population locale les palmiers dattiers reverdissaient. Au début de l'année 1969, *P. blanchardi* se maintint à un niveau toujours aussi bas malgré l'absence de *Ch. b. iranensis* qui a émigré vers d'autres parcelles mieux approvisionnées en cochenille.

Un des facteurs qui limite considérablement l'augmentation de la population des coccinelles réside dans une pratique culturale en usage dans l'Adrar mauritanien. Après la saison des pluies, au mois de septembre ou d'octobre, les habitants de cette contrée effectuent la plantation de cultures vivrières sous les palmiers dattiers. A cette occasion ils coupent une grande quantité de palmes extérieures pour les brûler ou pour confectionner des haies. Or, à cette époque, le prédateur introduit reprend une activité normale et les palmes portent une grande quantité d'œufs, de larves et

de nymphes de *Ch. b. iranensis* qui sont irrémédiablement détruits. Il s'ensuit un taux de mortalité accru d'une partie de la population des insectes utiles.

Les données biologiques et écologiques précédemment obtenues permettent, compte tenu des pratiques culturales en usage dans les palmeraies de l'Adrar mauritanien, de définir deux modes d'utilisation rationnelle de l'entomophage en voie d'acclimatation : la sédentarisation ou le traitement biologique.

La sédentarisation de *Ch. b. iranensis* nécessite la réalisation de lâchers, immédiatement après l'époque des fortes chaleurs, généralement au mois d'octobre ; on place les prédateurs sur 3 ou 4 palmiers situés à proximité des zones où règne un microclimat privilégié ; une centaine d'individus par arbre s'avère un nombre suffisant.

Le traitement biologique doit intervenir immédiatement après la saison froide, au mois de février ou de mars ; les modalités du lâcher varient selon le degré d'infestation en cochenilles de la parcelle traitée :

+ pour une infestation moyenne on peut placer une vingtaine de coccinelles sur un palmier tous les 5 arbres ;
+ pour une forte infestation on apporte également 20 coccinelles mais sur un palmier tous les deux arbres.

Suivant le cas le nombre de prédateurs nécessaires à l'hectare passe donc de 600 à 1 500 individus.

Les deux modes d'intervention peuvent aboutir à l'acclimatation de l'espèce entomophage dans un temps plus ou moins court. Ils nécessitent tous les deux l'application de certaines mesures susceptibles de faciliter l'implantation des coccinelles. Si le choix de la zone et surtout celui de la période des lâchers revêt une grande importance, il ne faut pas négliger d'apporter des adultes jeunes, sexuellement mûrs et même fécondées en ce qui concerne les femelles. La libération des coccinelles en palmeraie interviendra de préférence en dehors des heures chaudes de la journée, le matin ou en fin d'après-midi. Enfin il faudra veiller à ce que la coupe des palmes extérieures de l'arbre se pratique, au plus tôt, à la fin de la période chaude et au plus tard au mois d'août.

## V. — CONCLUSION

En conclusion, on peut estimer que *Ch. b. iranensis* s'est acclimaté dans la majorité des palmeraies de l'Adrar mauritanien, où l'on peut déjà constater ses effets bénéfiques. Dans toutes les localités où ce prédateur s'est maintenu, le taux d'infestation de la Cochenille a baissé de façon régulière et tend vers un niveau très bas (voisin de la note 0). Cette situation peut paraître avantageuse dans l'immédiat, mais pourrait évoluer en faveur de la Cochenille. En effet, dans le cas où le niveau d'infestation du ravageur ne serait plus suffisant pour assurer le maintien, tant qualitatif que quantitatif, de l'ennemi naturel introduit, l'on assisterait à plus ou moins brève échéance à une nouvelle gradation ascendante de *P. blanchardi*. Pour faire face à une telle éventualité, il faudrait conserver en permanence, à Atar même, une souche de *Ch. b. iranensis* qui serait multipliée dans un insectarium réduit. A défaut, on pourrait

envisager, au cours des futurs traitements bio-écologiques échelonnés dans le temps, de restreindre l'étendue des interventions afin de conserver lors au moins une palmeraie isolée, dans laquelle aucune introduction de coccinelles ne serait pratiquée. Celle-ci devrait devenir, à la fin de l'opération curative, une véritable zone-refuge où la souche entomophage pourrait se multiplier en conditions naturelles et fournir éventuellement le matériel biologique indispensable pour combattre de nouvelles pullulations de *P. blanchardi*. La mise au point d'une méthode de « permutations circulaires des palmeraies-refuges » nécessiterait une planification judicieuse et l'application d'un programme précis. Compte tenu des observations effectuées à ce jour, cette dernière solution, satisfaisante sur le plan théorique, semble cependant difficilement réalisable sur le plan pratique.

L'expérience acquise en Adrar mauritanien permettra de faciliter la réalisation d'une opération similaire dans d'autres régions comme le Tagant et l'Assaba.

Certes les conditions du milieu (climatique, trophique) et l'importance des ennemis naturels, vont peut-être sensiblement varier et entraîner une certaine modification des modalités du traitement.

Si *Ch. b. iranensis* trouvait dans ces nouvelles régions de plus grandes difficultés d'acclimatation, d'autres espèces de coccinelles pourraient avantageusement la remplacer. Il faut songer, ici, plus particulièrement à *Ch. distigma* en provenance du Sénégal et à *Ch. cacti* en provenance des Antilles, dont les souches sont multipliées en permanence à la Station de Recherches de Lutte biologique et de Zoologie d'Antibes.

Dans la protection des plantes cultivées contre les cochenilles, surtout dans les zones circum-méditerranéennes et africaines, la famille des *Coccinellidae* offre un large éventail de possibilités. Les résultats de l'intervention biologique effectuée en Adrar mauritanien contribuent grandement à le démontrer, et ouvrent peut-être de nouvelles perspectives dans les méthodes de lutte à utiliser en priorité dans les pays où la production agricole paye un lourd tribut aux ravageurs et demeure un souci permanent pour les populations qui doivent en tirer leur subsistance.

*Reçu pour publication en juin 1970.*

## SUMMARY

ENTOMOPHAGOUS SPECIES OF *PARLATORIA BLANCHARDI* TARG. IN MAURITANIAN ADRAR PALM-PLANTATIONS.

III. — INTRODUCTION, ACCLIMATIZATION AND EFFICACY OF A NEW PREDACIOUS COCCINELLIDAE *CHILOCORUS BIPUSTUCULATUS* L. *IRANENSIS* VARIETY (NEW VARIETY)

In the limits of the operation undertaken in Mauritanian Adrar to control the date palm scale, the introduction of an aphidiphagous Coccinellid *Chilocorus bipustulatus iranensis* have been realized. Now *Chilocorus bipustulatus iranensis* can be considered as acclimatized in the most of the palm-plantations in Mauritanian Adrar where its benefical effects can be already noted. In all aeras where it is maintaining itself the scale infestation rate is already considerably lower and carry on to reduce. Of course, as in all operation of biological control, it is not possible to hope a total pest eradication.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

GAILLOT P., 1967. Contribution à la lutte biologique contre *P. blanchardi* TARG. *Entomologiste*, **28**, 130-135.

IPERTI G., BRUN J., 1969. Rôle d'une quarantaine pour la multiplication des *Coccinellidae* coccidiphages destinés à combattre la cochenille du Palmier-dattier (*Parlatoria blanchardi* TARG.) en Adrar mauritanien. *Entomophaga*, **14**, 149-157.

IPERTI G., LAUDÉHO Y., 1968. Intervention bio-écologique en Adrar mauritanien destinée à lutter contre la cochenille du Palmier-dattier : *Parlatoria blanchardi* TARG. (*Coccoidea-Diaspididae*). *Fruits*, **23**, 543-552.

IPERTI G., LAUDÉHO Y., 1969. Les entomophages de *Parlatoria blanchardi* TARG. dans les palmeraies de l'Adrar mauritanien. I. Études biologiques et écologiques préliminaires. Perspectives d'acclimatation de nouveaux prédateurs *Coccinellidae*. *Ann.-Zool. Écol. anim.*, **1**, 17-30.

LAUDÉHO Y., BENASSY C., 1969. Contribution à l'étude de l'écologie de *Parlatoria blanchardi* TARG. en Adrar mauritanien. *Fruits*, **24**, 273-287.

LAUDÉHO Y., ORMIÈRES R., BRUN J., IPERTI G., 1969. Les entomophages de *Parlatoria blanchardi* TARG. dans les palmeraies de l'Adrar mauritanien. II. Étude d'un parasite de *Coccinellidae* en Adrar mauritanien, *Gregarina katherina* WATSON. *Ann. Zool.-Écol.-anim.*, **1**, 395-406.

*Ann. Zool. Écol. anim.*, 1970, **2** (2), 639-652.

MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE

# LA LUTTE MICROBIOLOGIQUE CONTRE LES INSECTES RAVAGEURS EN AGRICULTURE (*)

B. HURPIN

*Station de Recherches de Biocœnotique et de Lutte biologique,*
*La Minière, 78 - Versailles*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

La lutte microbiologique en agriculture doit être considérée dans le contexte de la lutte intégrée, concept moderne en défense des cultures fondé sur deux principes : la sauvegarde de l'écosystème et l'intervention en fonction des seuils de nuisibilité économique des ravageurs.

En dépit de la caractérisation de plus d'un millier de germes entomopathogènes, actuellement, les applications pratiques concernent seulement 5 microorganismes : *Bacillus thuringiensis*, *Bacillus popilliae*, *Beauveria bassiana* et les virus de *Heliothis zea* et *Trichoplusia ni*. Ceci est dû aux propriétés requises pour l'emploi des germes dans la nature : virulence, conservation, spécificité, possibilités de multiplication industrielle notamment, mais aussi aux lacunes dans nos connaissances des processus pathologiques et épizootiologiques qui déterminent le développement de la maladie chez un individu et de l'épizootie dans une population.

En fonction de ces connaissances d'ordre épidémiologique, les applications dans la nature doivent tenir compte des conditions écologiques qui agissent à la fois sur l'hôte, sur le pathogène et sur leurs interrelations. Pour limiter les perturbations du milieu, les interventions localisées, en tenant compte des stations refuges et des zones marginales, sont à préconiser. En fait deux types de lutte microbiologique peuvent être envisagés : la lutte microbiologique à long terme d'une part, ayant pour but d'introduire dans le milieu et dans la population considérés un facteur de régulation efficace et persistant ; d'autre part, la lutte microbiologique insérée dans un programme de lutte intégrée. La première conception suppose un minimum de connaissances sur les facteurs d'évolution naturelle de cette population, et est liée à une certaine stabilité du milieu. Aussi, le milieu forestier apparaît le mieux adapté à ce type de lutte microbiologique pour lequel la création de foyers d'infection est plus importante que la mortalité immédiate.

En milieu agricole, par suite de l'instabilité du milieu due à la diversité des cultures, aux rotations et aux façons culturales, et aussi à cause des seuils de nuisibilité généralement faibles, qui imposent une mortalité rapide et élevée, on est amené à se contenter d'appliquer les préparations de pathogènes comme des insecticides sélectifs dans un programme de lutte intégrée. Il en est ainsi, par exemple, pour *B. thuringiensis* et les virus des *Heliothis*.

Mais les potentialités étendues des microorganismes du fait de leur nature biologique, ne sont encore qu'au début de leur utilisation en protection des cultures.

(*) Rapport présenté lors du Symposium d'Amsterdam (12-13 mars 1970) de la Commission de Pathologie des Insectes de l'O.I.L.B.

## I. — LA LUTTE INTÉGRÉE, BASE DE LA PROTECTION DES PLANTES CONTRE LES INSECTES

La protection des cultures est, depuis ces dernières années, conditionnée par la mise en pratique du concept de « lutte intégrée » : il s'agit de « l'emploi combiné et raisonné de toutes les méthodes dont on dispose contre les divers ravageurs d'une culture, de façon à maintenir leurs populations à un niveau assez bas pour que les dégâts occasionnés soient économiquement tolérables ». Ce concept, formulé d'abord aux États-Unis (STERN *et al.*, 1959), qui oriente maintenant l'activité de la plupart, sinon de la totalité des chercheurs en entomologie agricole, correspond à l'application systématique et raisonnée, fondée sur des connaissances accrues en écologie et en biologie des insectes, d'une notion déjà formulée antérieurement soit aux États-Unis, soit en France, selon laquelle pour la lutte contre les ravageurs il y a lieu de mettre en œuvre toutes les armes dont nous pouvons disposer. Mais, en outre, la lutte intégrée correspond à une attitude philosophique de préservation de la nature, et de prise en considération de l'ensemble des éléments du milieu dans lequel ces ravageurs évoluent.

### a) *Respect de l'écosystème*

Ainsi qu'un des promoteurs de cette conception (R. F. SMITH) l'a exposé à diverses reprises deux principes sont en effet à la base de la lutte intégrée : la prise en considération de l'écosystème, et le respect des seuils de nuisibilité économique.

D'après le premier principe il s'agit de placer chaque intervention phytosanitaire dans le contexte du milieu considéré, c'est-à-dire de tenir compte non seulement du ravageur mais aussi de ses ennemis naturels, des espèces qui lui sont associées ou qui entrent en compétition avec lui, de la végétation : plantes-hôtes et adventices, du mode de culture etc ; tous facteurs qui interfèrent les uns avec les autres selon un schéma maintes fois présenté. C'est l'examen de ces différentes composantes de l'écosystème qui doit orienter le choix des modalités de l'intervention, afin de réduire le plus possible les répercussions fâcheuses du traitement sur tout le complexe constituant l'environnement de l'insecte à détruire. Il y a lieu, notamment, d'éviter les substitutions de ravageurs et de favoriser des espèces qui ne sont qu'occasionnellement ou potentiellement nuisibles. Ceci suppose l'emploi de procédés ou de produits aussi spécifiques que possible, compte tenu des conditions écologiques.

### b) *Importance du seuil de tolérance*

Le deuxième principe retenu par différents entomologistes, en particulier en France par B. TROUVELOT, avant la systématisation de la doctrine « lutte intégrée », concerne l'estimation, préalable à toute application phytosanitaire, du niveau des populations de ravageurs dans la culture en cause, de façon à éviter toute intervention inutile au point de vue économique et susceptible d'être néfaste pour l'environnement du ravageur et par suite pour l'évolution des populations de celui-ci dans un sens bénéfique pour l'Homme. Selon la terminologie de STERN *et al* on doit établir pour chaque type de culture un seuil de tolérance économique défini par une densité de ravageurs suffisamment inférieure à celle provoquant des dégâts économiquement sensibles pour que les traitements éventuels aient le temps d'agir avant que le niveau de dégâts économiques ne soit atteint. Pour un même ravageur ce niveau, ainsi que le seuil de tolérance correspondant, varient fondamentalement selon la densité de la culture, et aussi selon l'orientation de la production et son intérêt économique. Ils dépendent également de la saison, des conditions climatiques locales. On sait, par exemple, que la prairie permanente supporte 30 larves $L_3$ du Hanneton com-

mun, *Melolontha melolontha*, au m² tandis que pour les betteraves le seuil est de l'ordre de 3 $L_3/m^2$. STERN (1966) cite l'exemple démonstratif de *Heliothis zea* ; cette noctuelle ne cause pratiquement jamais de dégâts économiquement appréciables dans les champs de luzerne ; dans les plantations de coton, le plus souvent voisines des luzernières le seuil de tolérance est de 4 larves pour 100 pieds, de sorte que quelques traitements sont en général nécessaires, par contre, lorsque les chenilles vont sur le maïs, vendu pour la consommation humaine, les épis ne doivent présenter aucune attaque pour être commercialisables, le seuil économique est alors très faible et même presque nul et le nombre de traitements à effectuer devient très élevé. Cet exemple illustre un phénomène général, à savoir que le seuil de tolérance est d'autant plus bas que la récolte a plus de valeur. Quant aux variations saisonnières elles sont mises en évidence, notamment pour les ennemis des vergers de pommier, ainsi qu'en témoigne le récent fascicule publié par l'O. I. L. B. « Introduction à la lutte intégrée en vergers de pommier. »

La lutte intégrée consiste donc, très schématiquement, en l'utilisation des procédés de lutte disponibles les plus spécifiques du ravageur en cause, seulement si celui-ci est assez nombreux pour que des dégâts économiquement sensibles soient à craindre, en coordonnant et associant les différents traitements contre les divers ennemis à combattre dans le milieu considéré, verger, luzernière, de façon à réduire le plus possible les répercussions sur l'environnement.

Ces principes constituent le cadre dans lequel doivent être insérées les applications de germes entomopathogènes, aussi bien que les autres méthodes de lutte envisageables : insecticides sélectifs, attractifs physiques ou chimiques, manipulations génétiques etc.

## II. — PROPRIÉTÉS DES GERMES ENTOMOPATHOGÈNES A RETENIR POUR LA LUTTE MICROBIOLOGIQUE

Ainsi que de nombreux articles l'ont déjà souligné (CAMERON, 1967 ; HEIMPEL, 1965 ; HURPIN, 1966 ; TANADA, 1961 ; VAGO, 1966), il a été décrit plus d'un millier de microorganismes provoquant des maladies chez ces Arthropodes en élevage ou dans la nature. On dispose donc d'un vaste arsenal, semble-t-il, qui devrait fournir des solutions à de multiples problèmes phytosanitaires. Or la liste des pathogènes ayant fait l'objet d'expérimentations pour la défense des cultures ou des forêts est incomparablement plus restreinte, puisqu'elle est de l'ordre de 30 à 40 : quelques bactéries, une vingtaine de virus, une dizaine de champignons et quelques protozoaires. Quant aux applications pratiques, voire la commercialisation, elle n'intéresse jusqu'à présent que 5 germes : *B. thuringiensis*, *B. popilliae*, *Beauveria bassiana*, et les virus de *Heliothis zea* et de *Trichoplusia ni*.

Les causes de ce petit nombre d'exemples de lutte microbiologique nous paraissent être de deux ordres. D'une part, elles sont dues au développement relativement récent, depuis une à deux décennies, des recherches méthodiques en pathologie des insectes, car jusque vers 1960 seuls de rares précurseurs œuvraient en ce domaine, et au petit nombre de spécialistes qui se sont consacrés à l'examen des possibilités d'utilisation des microorganismes en entomologie appliquée. La plupart des pathologistes, en effet, ont orienté leur activité vers l'isolement, la caractérisation et l'étude histopathologique de nouveaux germes. D'autre part, elles sont liées à la complexité des phénomènes pathologiques et épizootiologiques, et aux exigences que doivent satisfaire les microorganismes pour que leur emploi soit envisageable.

### a) *Critères d'aptitude des germes à l'emploi dans la nature*

Pour être dispersé efficacement dans la nature, en effet, un pathogène doit remplir les conditions suivantes :

1° Être suffisamment virulent pour déterminer dans les meilleurs délais possibles, une morbidité et une mortalité significatives par rapport aux témoins.

2° Conserver sa virulence soit à l'état de préparation avant le traitement, soit après dispersion dans la nature.

3° Présenter une spécificité telle que seuls les insectes visés soient atteints et que les vertébrés en particulier ne courent aucun risque.

4° Pouvoir être multiplié à large échelle d'une manière aussi économique que possible.

Si les trois premières sont impératives, la quatrième (faculté de production) l'est moins et connaît différents degrés de réalisation, car parmi les 5 germes faisant l'objet d'applications pratiques, seul *B. thuringiensis* est multiplié de façon industrielle. Pour les virus, en dépit des progrès considérables accomplis ces dernières années par l'élevage des insectes hôtes en milieux artificiels, la nécessité de recourir à l'insecte constitue un facteur limitant dans l'industrialisation et l'abaissement du prix de revient des préparations. Quant à *B. popilliae* et à *B. bassiana* des améliorations sensibles restent à apporter dans les techniques de cultures en milieux artificiels, soit pour parvenir à des rendements en spores stables et valables dans le cas de la bactérie, soit pour obtenir des spores douées de facultés de conservation satisfaisantes dans le cas du champignon.

### b) *Potentialités des divers groupes de pathogènes*

Dans l'état actuel de nos connaissances, à l'exception de *B. thuringiensis* qui n'est en général pas un véritable pathogène mais un producteur de substances toxiques, aucun microorganisme provoquant des maladies chez les insectes ne remplit simultanément les 4 conditions. Des groupes entiers se trouvent, pour le moment, exclus des perspectives d'application du fait qu'ils ne satisfont pas à plusieurs de ces exigences. Il en est ainsi pour les rickettsies dont la spécificité est mal connue et les effets sur vertébrés pas assez contrôlés et dont la production ne peut s'effectuer que sur insectes. Il en est de même pour les protozoaires dont la pathogenèse est encore mal définie, ainsi que la gamme des espèces d'insectes sensibles.

Chez les Champignons les difficultés proviennent du manque d'informations sur les facteurs de pathogénie et de virulence, et sur les modalités de fabrication industrielle de spores résistantes aux agressions du milieu, soit avant soit après leur dispersion dans la nature. On doit également tenir compte des variations de virulence à la suite de repiquages répétés sur milieux de culture.

Les deux catégories paraissant offrir le plus de possibilités seraient donc les bactéries et les virus. Mais chez les premières beaucoup d'entre elles ne sont que des pathogènes facultatives ou potentielles et beaucoup de mortalités accompagnées de prolifération bactérienne sont dues à d'autres causes, physiologiques ou pathologiques ; en outre, à l'exception des espèces sporulées, elles sont souvent peu résistantes. Par contre, leur spécificité est généralement satisfaisante et leur production massale ne pose pas de problème.

Ce sont les virus qui offrent le plus de potentialités car ils constituent le groupe d'entomopathogènes de beaucoup le plus nombreux, mais très diversifiés : à côté des virus à corps d'inclusion qui les rendent aptes à une longue conservation, la liste des virus libres, découverts chez des insectes d'ordres très variés et même chez des acariens, s'allonge constamment. Or ces virus libres, faute de protéines protectrices, ne présentent pas les mêmes facultés de rémanence. Dans tous les cas la spécificité est suffisante, le plus souvent limitée à une seule ou à quelques espèces et l'innocuité à l'égard des vertébrés démontrée à de multiples reprises, notamment au cours du symposium O. I. L. B. tenu à Zurich en mars 1967 et par les travaux des collègues américains rappelés par Heimpel (1968). Seuls les résultats de Himeno *et al.* (1967) font état de la formation de polyèdres nucléaires dans des cellules FL humaines en culture de tissu à partir de l'ADN du virus de la polyédrie du ver à soie. Mais il s'agit de conditions artificielles et non d'un organisme entier pourvu de tous ses moyens naturels de défense. En outre, dans les conditions naturelles, les virus ne sont pas constitués seulement d'ADN. Ils comportent des protéines, dont il faut tenir compte dans les possibilités d'infection, en particulier dans le cas des polyèdres, et des granules, les plus fréquemment expérimentés pour la lutte microbiologique.

c) *Perspectives d'améliorations*

Les virus sont, par définition, intracellulaires ce qui rend impossible leur multiplication en milieux artificiels, et la production en culture de tissus d'insectes n'est pas encore réalisable industriellement. Il faut recourir à l'infection d'élevages en masse d'insectes phytophages avec toutes les difficultés et tous les aléas que cette opération suppose. Cet inconvénient n'a pas empêché la réalisation de nombreuses expériences de lutte microbiologique par virus. Des progrès importants ont été enregistrés dans ce domaine par la mise au point, pour un nombre de plus en plus élevé d'espèces, de milieux d'élevages artificiels qui permettent d'uniformiser davantage la production. C'est là un exemple des bénéfices et améliorations obtenus grâce aux progrès accomplis dans d'autres disciplines scientifiques ou par la mise en œuvre de nouvelles techniques. Ainsi, le développement des recherches sur la culture de tissus d'invertébrés permet d'envisager la production de virus d'insectes à l'aide de telles cultures, d'une manière analogue aux méthodes employées pour la fabrication de vaccins contre des Viroses de Vertébrés.

De récents résultats (Ishihara et Sohi, 1967) sur *Nosema bombycis* constituent le premier pas vers l'application de ces méthodes aux protozoaires. Une meilleure connaissance du métabolisme et de la physiologie de la croissance et de la reproduction de certains champignons entomopathogènes devrait déboucher sur la mise au point d'une technique de production de spores résistantes (blastospores ou conidiospores) en grande quantité, dans des conditions économiquement satisfaisantes.

Une meilleure protection contre les facteurs climatiques pourrait être assurée à des germes tels que les bactéries non sporulées par l'enrobage dans des substances appropriées. Des manipulations physiques (irradiations, ultrasons) ou chimiques peuvent stabiliser ou augmenter la virulence de certaines souches ou espèces. Des tentatives dans cette voie sont faites en U. R. S. S. (Evlakhova, 1966).

## III. — PROCESSUS ÉPIZOOTIOLOGIQUES A MAITRISER POUR LES APPLICATIONS

En dehors des limites imposées par les caractéristiques microbiologiques de chaque type de germes les possibilités d'utilisation de la lutte microbiologique sont liées aux connaissances sur les processus pathologiques et épizootiologiques qui interviennent soit naturellement soit après une intervention délibérée de l'Homme pour rendre malade une population.

A cet égard nos informations ne sont encore que très fragmentaires et des études approfondies doivent être poursuivies pour aboutir à une pratique raisonnée de l'application des germes susceptibles de donner des résultats interprétables en toute sécurité et reproductibles à volonté. Dans bien des cas, en effet, qu'il s'agisse de maladies spontanées ou provoquées, il est difficile de déterminer la cause primordiale de l'épizootie : altération de l'état physiologique de l'insecte du fait du niveau de gradation atteint par la population ou par suite de l'occurrence d'un « stress » ? Manifestation de l'agressivité du germe due à sa densité ou/et à une augmentation de virulence ? Modification du milieu entraînant l'apparition d'un facteur activateur du pathogène ou/et d'un facteur dépresseur de l'hôte ? Les phénomènes sont encore compliqués par le fait que divers éléments de ce tryptique : hôte-pathogène-milieu peuvent agir dans le même sens ou en sens opposé.

a) *Rôle du germe*

L'intervention humaine est la plus facile au niveau du pathogène en le dispersant en quantité présumée suffisante dans le milieu considéré... C'est à ce type de traitement qu'ont procédé la plupart des expérimentateurs. Les succès les plus marquants ont été enregistrés surtout lorsqu'on a procédé à l'introduction d'un microorganisme nouveau pour la région ou pour l'animal : *B. popil-*

*liae* aux États-Unis, les virus nucléaires de *Neodiprion sertifer* et *Neodiprion hercyniae* importés d'Europe au Canada volontairement dans le premier cas, et accidentellement dans le second (Bird, 1962) ; pour ne pas parler de la myxomatose qui représente, sans conteste, le plus beau succès de la lutte microbiologique.

Lorsqu'on s'adresse à un pathogène introduit, d'après les rares exemples disponibles, de très bons résultats sont obtenus avec une seule application qui peut n'intéresser que certains points du territoire à traiter, alors que l'utilisation de pathogènes préexistants suppose généralement la répétition des traitements sur l'ensemble de la surface.

Ainsi la pulvérisation sur quelques arbres de la polyédrie nucléaire de *N. hercyniae* a suffi pour créer une épizootie durable qui s'est manifestée chaque année dans une zone de plus en plus vaste. Au contraire, le virus nucléaire de *Trichoplusia ni* est employé à la façon d'un insecticide chimique par traitements répétés sur tout le champ à protéger pour prévenir les dégâts de la Noctuelle. Il est évident que divers facteurs interviennent, et en particulier la nature de la culture, l'aspect de la végétation, son rythme de croissance, mais l'origine du microorganisme ne doit pas être négligée. Ce phénomène, déjà connu en matière d'entomophages, met en relief le rôle du milieu dans le succès d'une opération de lutte biologique.

### b) *Rôle de l'hôte*

Un des processus susceptible d'expliquer la plus ou moins grande activité d'un germe introduit peut-être l'accoutumance de l'hôte au pathogène. C'est là un point très important pour lequel les informations ne sont encore que très partielles. Des exemples de résistance à l'infection virale sont signalés dès 1915 par Glaser chez *Lymantria dispar* et retrouvés chez plusieurs espèces : *Malacosoma disstria, Diprion hercyniae, Pieris brassicae,* mais d'autres auteurs font état du maintien de la sensibiliré des espèces étudiées : *Neodiprion sertifer, Malacosoma fragile,* d'après Martignoni et Schmid (1961).

Diverses raisons peuvent être invoquées pour tenter d'expliquer ces différences : espèces ou souches d'insectes et de virus différentes, état gradologique des populations considérées, conditions expérimentales etc. Mais d'un point de vue plus fondamental on doit reconnaître que nos connaissances des phénomènes d'innocuité chez les insectes sont très limitées. Cet aspect de la pathologie des insectes n'a été abordé que par quelques chercheurs. Le rôle et les modalités de la phagocytose restent à préciser et l'existence d'une immunité humorale vient seulement d'être évoquée à la suite de résultats indiquant que l'hémolymphe contiendrait des substances antagonistes de microbes (Heimpel et Harshbarger, 1965).

Ces substances encore indéterminées ne sont pas comparables aux globulines des vertébrés mais constituent un moyen de défense contre les agents pathogènes. Une immunité humorale acquise, analogue à une vaccination, a été démontrée chez *Galleria mellonella* et *Oncopeltus fasciatus* vis-à-vis de *Pseudomonas aeruginosa,* d'après la mise au point de Carton (1969) faisant état notamment des travaux de J. Stephens Chadwick (1969). Une résistance peut aussi être acquise par d'autres mécanismes tel que l'inactivation du virus dans le tube digestif, ainsi que l'a montré expérimentalement Watanabe (1968) à propos de la polyédrie cytoplasmique du ver à soie. Quel qu'en soit le déterminisme il est bien certain que la maladie au niveau de l'individu, ou l'épizootie au niveau de la population, ne se déclenche que si les hôtes sont réceptifs. Pour accroître cette réceptivité deux méthodes ont été expérimentées : le recours à des infections mixtes et l'utilisation de combinaisons du pathogène et d'un agent physique ou chimique, notamment d'un insecticide à dose réduite. Les infections mixtes se rattachent aux processus d'enchaînement de maladies, au sens de Vago (1956) : une première infection non mortelle sensibilisant l'insecte à une autre infection, ultérieure ou simultanée, qui devient ainsi plus grave. Les exemples d'expériences de ce type concernent la virose nucléaire et la granulose de *Pseudaletia unipuncta* (Tanada, 1959), les polyédries nucléaires et cytoplasmiques de *Lymantria fumida* (Koyama et Katagiri, 1967) ou encore la bactériose à *Bacillus popilliae* sensibilisant les larves de *M. melolontha* à la mycose à

*Beauveria tenella* (FERRON, HURPIN et ROBERT, 1969). Mais ce phénomène est loin d'être général, dans d'autres cas les deux maladies peuvent coexister sans effets réciproques notables. Il en est ainsi pour la bactériose, la virose et la rickettsiose de *M. melolontha* (HURPIN et ROBERT, 1968). Parfois même il y a compétition entre les germes comme BEARD (1946) l'a mis en évidence chez *Popillia japonica* dont les larves infectées par *B. popilliae* sont moins sensibles à *B. lentimorbus*. Plus récemment BIRD (1969) a constaté que la polyédrie cytoplasmique retarde le développement de la polyédrie nucléaire chez *Choristoneura fumiferana* et *Malacosoma disstria*.

L'emploi d'insecticides à dose réduite parallèlement à l'application du microorganisme est préconisé depuis une décennie par les chercheurs soviétiques de l'école de TELENGA. Cette pratique concerne surtout les champignons et tout spécialement *Beauveria bassiana* contre le Doryphore. Son efficacité, mise en doute par certains spécialistes, semble démontrée à en juger par l'étendue des surfaces en Ukraine où elle doit être mise en œuvre ces prochaines années et par les résultats des premières expériences faites dans ce sens en France.

### c) *Rôle des modalités d'intervention*

Mais l'état physiologique de l'hôte n'est pas le seul facteur de la maladie et diverses propriétés du germe ne doivent pas être négligées. Pour une même espèce de microbe la souche, par exemple, peut jouer un rôle déterminant, en particulier chez les champignons. Ses facultés de conservation dans le milieu sont un des éléments primordiaux dans la réussite d'une épizootie. Il en est de même pour la quantité de germes qui doit, en général, atteindre un certain seuil pour que la maladie se déclare chez un nombre suffisant d'individus. C'est le problème de la dose qui a fait l'objet de multiples essais aussi bien pour les bactéries ou champignons que pour les virus. Dans les deux premiers cas il apparaît que l'infection est conditionnée par l'inoculum, les autres facteurs étant aussi stables que possible. Dans le cas des viroses de nombreuses expériences font état d'un parallélisme entre la quantité de virus et l'importance et les délais de la mortalité (BIRD, 1964 ; SMIRNOFF, 1964; RIVERS, 1966), les doses nécessaires étant en général d'autant plus faibles que les insectes sont plus jeunes (STAIRS, 1967). Toutefois, pour certaines maladies une dose optimum est à respecter. Ainsi, nous avons constaté chez le ver blanc une diminution de la morbidité due à *Vagoiavirus melolonthae* ou à *Rickettsiella melolonthae* lorsque la quantité d'agents infectieux dépasse une certaine dose : le nombre de cadavres ne renfermant que des bactéries augmente alors. L'effet immédiat sur la population de l'intervention microbiologique reste pratiquement le même que pour des doses moindres correspondant au maximum de maladies dues au germe utilisé, mais l'incidence épizootique n'est plus aussi grande puisqu'il y a moins de cadavres susceptibles de constituer des foyers d'infection (HURPIN et ROBERT, 1968).

D'autre part, avec les virus il faut tenir compte des phénomènes de « latence » encore mal expliqués, qui aboutissent au déclenchement d'une épizootie, sous l'effet d'un « stress » dépendant par exemple des conditions de milieu dans une population apparemment saine. Un des problèmes qui se posent est de déterminer dans quelle mesure l'apport de virus peut être un facteur activateur d'une virose latente et si la dose intervient dans ce cas.

Par contre, de nombreux auteurs (FRANZ, 1961 ; GRISON, 1964 ; HURPIN, 1967 ; TANADA, 1967), sont d'accord pour attribuer une influence plus limitée à la densité des insectes. Le développement de l'épizootie dépend surtout de la réceptivité de l'hôte, de l'agressivité du pathogène, dans un environnement favorable. Le nombre d'individus par unité de surface n'est qu'un élément favorisant mais non déterminant. Il intervient notamment en facilitant la rencontre du microorganisme par l'insecte et par suite la contamination.

En fait ce qui compte davantage c'est la répartition des individus et leur comportement. On connaît les problèmes posés par les insectes mineurs ou foreurs tel le Carpocapse, dont la contamination n'est possible que pendant une brève période de leur vie.

## IV. — CONDITIONS ÉCOLOGIQUES DES APPLICATIONS DE GERMES DANS LA NATURE

Ces considérations générales sur les potentialités des germes entomopathogènes et sur les principales modalités de leur pathogenèse étant rappelées, après bien d'autres auteurs, il y a lieu d'examiner dans quelles conditions la lutte microbiologique peut être envisagée pour résoudre certains problèmes phytosanitaires en fonction du contexte écologique dans lequel se posent ces problèmes et en satisfaisant les exigences économiques du praticien.

Lors du symposium de l'Organisation internationale de Lutte biologique (O. I. L. B.) tenu à Darmstadt en mars 1968 (HURPIN, 1968) cette question a été discutée, spécialement en milieu forestier, et le rapport de P. GRISON a fait ressortir un certain nombre de principes à respecter pour l'application des microorganismes dans la nature.

### a) *Respect de l'environnement*

Le premier de ces principes est de tenir compte du milieu qui intervient à la fois sur l'hôte, sur le pathogène et sur les relations entre les deux, mais qui ne doit pas être perturbé par l'apport des germes. C'est pourquoi les expériences d'applications localisées méritent de retenir toute notre attention. Cette « focalisation » de l'inoculum introduit dans la nature peut être obtenue soit par intervention dans les stations dites « refuges » où l'insecte se rassemble à une certaine phase de son existence : lisière forestière dans le cas du Hanneton traitée par KARPINSKI (1950) avec des spores de *Beauveria*, soit par utilisation de certains caractères éthologiques de l'hôte : les migrations d'*Eurygaster integriceps* des champs de céréales vers les lieux d'hibernation sont mises à profit par EVLAKHOVA pour contaminer ceux-ci en pulvérisant la base des gerbes de céréales lors de la moisson avec les spores de *Beauveria* ; les punaises les transportent et les disséminent dans les litières où elles passent l'hiver ; soit par l'exploitation de propriétés du pathogène telle que la transmissibilité, dans l'exemple de MARTIGNONI et MILSTEAD (1962) procédant au lâcher dans les champs de luzerne de papillons femelles de *Colias eurytheme* BOISDUVAL dont les genitalia ont été enduits de virus.

### b) *Rôle des zones marginales*

Cette conception de l'intervention phytosanitaire pose le problème des limites et de l'étendue du milieu à considérer. Ce n'est plus seulement le champ ou l'ensemble de champs portant la culture où sévit le ravageur visé, mais aussi les zones marginales qui hébergent une faune composite en interrelations complexes avec les cultures à protéger. Cette faune peut intervenir dans la conservation, la multiplication et la dissémination des ennemis naturels, entomophages aussi bien qu'entomopathogènes, des insectes nuisibles mais elle peut également comprendre certains stades du ravageur en cause.

D'après ANGELINI (communication orale), en Côte d'Ivoire les champs de maïs non traités constituent des foyers de prolifération des *Argyroploce* nuisibles au coton.

Dans les grandes plaines du Bassin parisien les « garennes », c'est-à-dire les petits bois conservés pour l'abri du gibier, sont des zones préférentielles pour le Hanneton.

En outre, le comportement du ravageur, ses migrations, par exemple, peuvent étendre encore la zone à étudier. Or, beaucoup d'insectes d'intérêt agricole effectuent des déplacements de plus ou moins grande amplitude : Hanneton, Noctuelles diverses, Punaises des céréales, etc.

Ces zones marginales et ces phénomènes éthologiques peuvent être mis à profit pour l'application, comme nous l'avons indiqué précédemment, mais la définition de leur rôle et des possibilités d'action qu'ils offrent nécessite des études approfondies.

c) *Action à long terme de la lutte microbiologique*

Un autre principe écologique à retenir est de recourir à la lutte microbiologique comme une mesure de prévention à long terme destinée à introduire dans le milieu et dans la population considérés un facteur de régulation des populations efficace et aussi stable et persistant que possible. Dans cet esprit la mortalité à court terme a moins d'importance que le taux et les délais de morbidité permettant l'installation d'une épizootie assez durable et assez intense pour maintenir le ravageur au-dessous du seuil de tolérance de la culture. Cela suppose l'emploi d'un pathogène virulent, doué de facultés de conservation suffisantes, agissant dans une population en état de réceptivité ; conditions dont nous avons discuté dans le chapitre précédent. Mais le maintien de la maladie, en dehors des propriétés intrinsèques du germe, est lié à la survie d'un nombre minimum d'hôtes (qui ne doit pas être supérieur au seuil de tolérance économique) et par conséquent la mortalité ne doit pas être trop importante. D'autre part, l'état enzootique est d'autant plus susceptible d'être obtenu que le milieu, notamment la végétation, est plus stable. Ce fait a déjà été souligné bien des fois.

Les rapports et les discussions du symposium de Darmstadt ont montré que le milieu forestier est le mieux adapté à ce type d'intervention à long terme, sur des superficies souvent importantes, et la plupart des expérimentations s'y rapportent.

d) *Connaissances préalables pour ce type de lutte*

Même dans ce milieu, le moins défavorable, l'application de cette conception de la lutte microbiologique se heurte aux multiples lacunes dans nos connaissances non seulement des processus pathologiques, ainsi que nous l'avons rappelé précédemment, mais aussi du déterminisme de l'évolution des populations d'insectes. Si quelques insectes forestiers tels que *Zeiraphera griseana* GUENÉE, *Lymantria dispar* L., *Lymantria fumida* BUTLER présentent dans certains cas des gradations à périodicité régulière, il n'en est pas toujours de même. Le rythme des pullulations de la quasi-totalité des espèces est encore mal défini ainsi que les causes de ces fluctuations des niveaux de population. Or l'utilisation « écologique » de l'arme microbiologique est liée à un minimum de connaissances sur les modalités de la dynamique des populations du ravageur concerné, à un recensement des facteurs en cause et à l'établissement d'une hiérarchie parmi ces facteurs.

L'introduction d'un germe pourra avoir une influence significative, si les agents naturels de régulation habituellement prépondérants se trouvent transitoirement inopérants, mais ensuite la maladie sera en concurrence avec les autres causes de mortalité, biotiques et abiotiques. L'exemple classique de ULLYET et SCHONKEN (1940) en est une illustration : une épizootie à *Enmophthora sphaerosperma* FRES a entraîné une telle mortalité parmi les parasites de *Plutella maculipennis* que les populations du ravageur ont été plus importantes après cette épizootie.

En dehors de ce phénomène la maladie peut provoquer une mortalité qui, en fait, n'a pas d'effet sur l'évolution de la population, car elle n' aboutit qu'à tuer des insectes qui en son absence seraient morts pour d'autres causes. Ainsi, au cours de l'expérimentation de *Beauveria tenella* contre les vers blancs conduite en 1968 par P. FERRON dans une prairie de deux hectares dans le Doubs, les populations traitées étaient réduites de près de 25 p. 100 par rapport aux témoins 6 mois après l'épandage de 1 milliard de blastospores au m². Mais l'année suivante à la fin de la vie larvaire du Hanneton les populations furent analogues qu'elles aient été traitées ou non.

e) *Possibilités d'application en forêt*

La lutte microbiologique « écologique » ne peut donc être pratiquée que si la dynamique des populations de l'insecte est suffisamment connue pour que l'introduction du germe puisse être un « facteur-clé » de régulation, et si des études biocœnotiques du milieu où il vit ont été conduites pour permettre d'apprécier les éventuelles répercussions sur l'ensemble de la faune de la dispersion du pathogène.

Des exemples de telles applications peuvent être cités en forêt. C'est la doctrine qui a été suivie pour le traitement en 1967 de la vallée de la Clarée près de Briançon par *B. thuringiensis* contre *Zeiraphera griseana* et qui guide la mise en place d'une expérimentation future à l'aide de la granulose dans une autre vallée de la même région, où la Tordeuse du Mélèze pullule périodiquement. Les essais effectués au Japon (KATAGIRI, 1969) contre *Lymantria fumida* et *Dendrolimus spectabilis* relèvent de la même conception. En France comme au Japon les résultats obtenus témoignent de la validité de la méthode lorsque les connaissances sur la gradologie de l'espèce et sur la biocœnose traitée sont suffisantes.

## V. — MODALITÉS DE LA LUTTE MICROBIOLOGIQUE EN AGRICULTURE

### a) *Caractéristiques du milieu*

En milieu agricole, qui nous intéresse ici, la mise en œuvre de ce type de lutte microbiologique est encore plus difficile à cause de la diversité des agrocœnoses dans une région donnée, de leur répartition en parcelles plus ou moins étendues, de leur renouvellement périodique du fait des rotations, et de leurs fréquentes modifications par les façons culturales. Tous ces phénomènes déterminent une instabilité accrue du milieu et par conséquent compliquent beaucoup l'analyse des facteurs agissant dans l'évolution des insectes à combattre. En outre, on ne sait rien sur l'influence des façons culturales et des assolements sur la conservation des germes dans le milieu où ils ont été introduits. Les observations de JAQUES (1967) sur la survie sur les feuilles pendant un mois au plus et dans le sol pendant 5 ans au moins des polyèdres de la virose nucléaire de *Trichoplusia ni* constituent un des rares exemples en la matière. Par ailleurs, pour maintes productions agricoles les seuils de tolérance économiques sont souvent très faibles (certaines cultures sarclées, vergers, floriculture). La mortalité doit alors être importante et parfois rapide. Ce qui n'est pas toujours compatible soit avec les propriétés des microorganismes disponibles soit avec les exigences d'une lutte à long terme.

### b) *Emploi des germes entomopathogènes en lutte intégrée*

Pour ces diverses raisons, dans l'état actuel de nos connaissances tant en pathologie et épizootiologie qu'en dynamique des populations, il nous paraît difficile d'envisager ce type de lutte microbiologique. En attendant que les progrès dans ces disciplines scientifiques le permettent, on doit se contenter d'appliquer les préparations de pathogènes comme des insecticides sélectifs dans un programme de lutte intégrée. A cet effet ces préparations, telle celle à *B. thuringiensis*, doivent présenter en dehors de leur spécificité, de leur innocuité pour les vertébrés, de leur faculté de conservation et de leur facilité de production, un certain nombre de qualités, comme une bonne compatibilité avec les pesticides chimiques, l'absence de phytotoxicité et une formulation assurant une application homogène et persistante.

Le prix de revient est évidemment un critère à considérer ; mais son évaluation ne doit pas seulement tenir compte de l'aspect économique mais aussi des impératifs, de plus en plus d'actualité, de conservation de la nature et de lutte contre les pollutions dont les résidus de pesticides constituent un des éléments non négligeables.

Comme nous l'avons évoqué précédemment, la dispersion de préparations microbiologiques selon les procédés utilisés pour les insecticides entraîne une certaine pollution du milieu traité par apport massif de germes. Mais à la différence des produits chimiques ces germes font généralement partie de la biocœnose et se trouvent déjà dans la nature. Seule leur quantité est provisoirement accrue et dans une proportion souvent tout à fait normale pour un microbiologiste qui dénombre classiquement plusieurs milliards de microbes par gramme de sol, par exemple, alors

que les doses d'emploi de *Bacillus popilliae* aux États-Unis sont $2 \cdot 10^6$ spores par gramme de terre et sont du même ordre de grandeur dans les essais en cours avec *Beauveria tenella* contre les vers blancs.

De plus, des applications « focalisées » sont envisageables avec les progrès en matière d'attractifs et en éthologie des ravageurs, de la même façon qu'en forêt.

Du fait de sa sélectivité l'arme microbiologique ne peut être employée seule pour combattre les différents insectes nuisibles à une culture donnée. Il est le plus souvent nécessaire de l'associer à d'autres modes de lutte. Ceux-ci peuvent faire appel, faute de mieux, à des insecticides chimiques dans les champs de coton, par exemple, traitement des *Heliothis* par le virus et application de méthylazinphos contre l'Anthonome (ALLEN *et al.*, 1966). Ce peut être d'autres procédés biologiques : ainsi les collègues soviétiques préconisent l'emploi parallèle de *B. thuringiensis* actif sur les Piérides et de *Trichogrammes* (SHCHEPELTINIKOVA et FEDORINCHIK, 1963) parasites des œufs de Noctuelles dans la protection des cultures de chou. On peut également recourir à des variétés de végétaux plus résistantes : FERNANDEZ *et al.* (1969) rapportent qu'au Texas la lutte intégrée contre les ravageurs du coton par utilisation de variétés résistantes et traitements des *Heliothis* aux virus nucléaires a donné la même efficacité que les traitements au méthylparathion.

L'addition aux préparations de pathogènes de substances attractives pour les insectes ou stimulant leur effet est expérimentée aux États-Unis dans les champs de coton, soit pour combattre l'Anthonome, *Anthonomus grandis* contre lequel MCLAUGHLIN et collaborateurs (1969) ont procédé avec succès à la pulvérisation des plantes par un attractif, l'huile de graine de coton, contenant des spores de la schizogrégarine *Mattesia grandis* ou de la microsporidie *Glugea gasti*, soit par la lutte contre les *Heliothis* en incorporant un stimulant de l'alimentation aux formulations de virus (ALLEN, 1967).

De toutes ces modalités d'association de différentes méthodes de lutte dans un programme intégré, la plus satisfaisante pour l'écologiste est l'emploi conjugué des entomophages et des pathogènes.

En effet, de nombreux exemples déjà évoqués (HURPIN, 1966) montrent que les parasites et prédateurs ne sont pas sensibles à la maladie de leur hôte, survivent à sa mort prématurée, au moins si certaines conditions sont respectées, et en outre constituent des agents actifs de dissémination des germes.

De récentes observations confirment ce phénomène : dispersion des virus de *Malacosoma disstria* par le Diptère *Sarcophaga aldrichi* PARKER (STAIRS, 1967), propagation de la granulose de la Noctuelle, *Hadena sordida* BKH par l'Ichneumonide *Meniscus agnatus* GRAV (SHEKHURINA, 1966), pour ne citer que deux cas.

## CONCLUSION

Cette interaction pathogène-entomophage est une des conséquences de la nature biologique des germes qui ne se comportent pas comme de simples substances inertes à la manière des insecticides.

Les potentialités offertes par les microorganismes du fait de leur caractère biologique ne sont encore qu'au début de leur utilisation en protection des cultures. La complexité des phénomènes pathologiques et épizootiologiques, les lacunes dans nos connaissances sur le déterminisme des gradations des ravageurs, sédentaires ou migrateurs, limitent actuellement l'emploi des pathogènes à l'insertion dans un programme de lutte intégrée où leur sélectivité, leur relative facilité de production, leur innocuité, l'absence de résidus constituent des atouts fondamentaux. Mais ce n'est, peut-être, qu'une étape et le recours à certains pathogènes pour la lutte microbiologique à long terme, c'est-à-dire pour intervenir efficacement dans la dynamique du ravageur, en agriculture, de la même façon qu'il l'est envisagé en forêt, n'est pas à exclure *a priori*. Les cultures

changent, les populations d'insectes varient dans l'espace et dans le temps, mais le sol demeure.

Son rôle comme réservoir de germes entomopathogènes n'a encore fait l'objet que de quelques investigations (JAQUES, 1967 ; STAIRS, 1967) depuis les premières observations de THOMPSON et STEINHAUS (1950) constatant la présence des polyèdres de *Colias eurytheme* BOISDUVAL dans le sol des parcelles régulièrement plantées en luzerne. Il apparaît, pour les virus par exemple, qu'il ne faut pas négliger l'accumulation dans le sol des germes infectieux provenant des insectes morts sur les feuilles et dont les cadavres ont été lessivés par la pluie. Ces germes peuvent être véhiculés ensuite par le vent, par les insectes détritiphages, les prédateurs etc. et être à l'origine d'une épizootie ; si les conditions sont favorables, dans le cas des virus, quelques polyèdres par individu suffisent pour déclencher la maladie.

En fait, ainsi que nous l'avons indiqué au début de ce mémoire, les applications pratiques de la lutte microbiologique en agriculture, à l'exception de *B. thuringiensis*, se limitent jusqu'à présent à quelques cas : *B. popilliae* aux États-Unis contre un insecte souterrain, caractère favorable pour les processus endémiques, les virus de *Trichoplusia ni* et de *Heliothis zea* aux États-Unis, *B. bassiana* contre le Doryphore ou les punaises des céréales en U. R. S. S. Ces exemples sont trop restreints et les chercheurs spécialisés en écologie des germes et épizootiologie trop peu nombreux pour qu'on puisse espérer apporter dès maintenant des ébauches de solution à un problème aussi complexe. Il y a donc intérêt à concentrer les efforts sur certains thèmes en y consacrant des crédits en rapport avec l'importance et les difficultés de la question. Il n'est pas inutile de rappeler que la mise au point d'un nouvel insecticide chimique coûte de 4 à 10 millions de francs d'après DESAYMARD (1968) et que le tiers de cette somme correspond aux recherches biologiques et agronomiques, alors que les phénomènes sont beaucoup plus simples qu'en lutte biologique.

*Reçu pour publication en juillet 1970.*

## SUMMARY


### MICROBIOLOGICAL CONTROL OF INSECT PESTS IN AGRICULTURE

Micro-biological control in agriculture has to be considered in the frame-work of integrated control, a modern trend in plant protection which is based on two principes : safeguard of the ecosystem and reference to economic thresholds.

In spite of the identification of more than 1 000 entomopathogenous germs only five microorganisms have come into practical application : *Bacillus thuringiensis, Bacillus popilliae, Beauveria bassiana* and viruses of *Heliothis zea* and *Trichoplusia ni*. This is the result of the different requirements the use of pathogens in the fields present, namely : virulence, conservation, specificity, possibility of industrial mass-production. In addition there is also an obvious lack in our knowledge of pathological and epizootiological particularities which have a decisive effect on the development of the disease on and in an individual specimen as well as on the epizootic development in a given population.

Regarding the knowledge of epidemiology, the applications in the fields have to take into account the different ecological conditions which simultaneously influence the host, the pathogen, and the inter-reaction between them. In order to avoid disturbences of the biotope, localized interventions, the availability of undisturbed areas or marginal zones is important. In fact two types of microbiological control can be envisaged : long range microbiological control which has to introduce into the biocenosis and into the considered population a regulating factor which is efficient and persistent. Secondly, microbiological control should be part of an integrated control program. The first step requires the basic knowledge of factors allowing a natural development of these populations. A certain stability of the biocenosis facilitates this approach and forestry appears therefore to be the most appropriate biotope for lounching micro-biological control projects. The installation of infection foci is at the beginning more important than an immediate mortality.

Il agriculture on account of the instability of the biocenosis linked with the diversity of cultures, crop rotation and cultural measures and also because of generally low economic thres-

holds of pests requiring a rapid and high degree of mortality, the use of preparations based on pathogens is performed according to applications of selective insecticides in an integrated control program. This is the case for instance for *B. thuringiensis* and the *Heliothis* viruses.

However, the wide potentialities of the micro-organismes because of their biological nature are only just being introduced into plant protection.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


ALLEN G. E., GREGORY B. G., BRAZZEL J. R., 1966. Integration of the *Heliothis* nuclear polyhedrosis virus into a biological control program on cotton. *J. econ. Ent.*, **59**, 1333-1336.

BEARD R. L., 1946. Competition between two entomogenous bacteria. *Science*, **103**, 371-372.

BIRD F. T., 1969. Infection and mortality of spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*, and forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria*, caused by nuclear and cytoplasmic polyhedrosis viruses. *Canad. Entom.*, **101**, 1269-1285.

BIRD F. T., 1964. The use of viruses in biological control. *Entomophaga, Mem. H. S.*, **2**, 465-473.

CARTON Y., 1969. Données récentes sur les phénomènes d'immunité humorale acquise chez les Invertébrés. *Ann. biol.*, **8**, 657-682.

DESAYMARD P., 1968. Les pesticides. Leur mise au point et leur développement. *Cahier Ing. agronomes*, Paris, **231**, 17-19.

EVLAKHOVA A. A., 1966. Increase of virulence of entomopathogenic fungi due to chemical and physical factors. *Trans. Moscow Soc. Naturalists*, **22**, 257-262 (en russe).

FERNANDEZ A. T., GRAHAM H. M., LUKEFAHR M. J., BULLOCK H. R., HERNANDEZ Y. N. S. jr., 1969. A field test comparing resistant varieties plus applications of polyhedral virus with insecticides for control of *Heliothis* spp. and other pests of cotton, 1967. *J. econ. Ent.*, **2**, 173-177.

FERRON P., HURPIN B., ROBERT P. H., 1969. Sensibilisation des larves de *Melolontha melolontha* L. à la mycose à *Beauveria tenella* par une infection préalable à *Bacillus popilliae*. *Entomophaga*, **14**, 429-437.

FRANZ J.-M., 1961. Biologische Schädlingsbekampfung, in *Handbuch der Pflanzenkrankheiten*, **6**, Paul Parey, Berlin, 1-302.

GRISON P., 1964. Réflexions sur l'épizootiologie. *Entomophaga, Mém. Hors-Série*, **2**, 483-506.

GRISON P., 1967. *Les bases écologiques de la lutte microbiologique*. Symposium O.I.L.B. Darmstadt 7-8 mars, 1967.

HEIMPEL A. M., 1967. Progress in developing insect viruses as microbial control agents. *Proceed. joint U.S- Japan seminar microbial control insect pests*, Fukuoka, April 21-23, 51-61.

HEIMPEL A. M., HARSHBARGER J. C., 1965. Symposium on microbial insecticides. V. Immunity in insects. *Bacteriol. Rev.*, **20**, 397-403.

HIMENO M., SAKAI F., ONODERA K., SAKAI H., FUKADA T., KAWADE Y., 1967. Formation of nuclear polyhedral bodies and nuclear polyhedrosis virus of silkworm in mammalian cells infected with viral DNA. *Virology*, **33**, 507-512.

HURPIN B., 1966. Possibilité d'utilisation des microorganismes entomopathogènes dans la lutte intégrée. *Proceed. F.A.O. Symp. Integrated Pest control*, Rome, **2**, 149-165.

HURPIN B., 1967. Recherches épizootiologiques sur la maladie laiteuse à *Bacillus popilliae* « *Melolontha* ». *Ann. Épiphyties*, **18**, 127-173.

HURPIN B., 1968. Symposium sur les principes d'application des préparations microbiologiques dans la nature (Darmstadt, 7-8 mars 1968). *Entomophaga*, **13**, 265-269.

HURPIN B., ROBERT P., 1968. Experiments on simultaneous infections on the common cockchafer, *Melolontha melolontha*. *J. Invertebrate Pathol.*, **11**, 203-213.

ISHIHARA R., SOHI S. S., 1967. Infection of ovarian tissue culture of *Bombyx mori* by *Nosema bombycis* spores. *J. Invertebrate Pathol.*, **8**, 538-540.

JAQUES R. P., 1967. The persistence of a nuclear polyhedrosis virus in the habitat of the host insect *Trichoplusia ni*. I. Polyhedra deposited on foliage. II. Polyhedra in soil. *Canad. Entom.*, **99**, 785-794, 820-829.

KARPINSKI J. J., 1950. Problème de la lutte contre le Hanneton au moyen du champignon, *Beauveria densa* PIC. *Ann. Univ. Marie Curie-Sklodowska*, **4**, 29-67 (en polonais).

KATAGIRI K., 1969. Review on microbial control of insect pests in forests in Japan. *Entomophaga*, **14**, 203-214.

KOYAMA R. S., KATAGIRI K., 1967. An application of nuclear and cytoplasmic polyhedrosis viruses against *Lymantria fumida* BUTLER (*Lepidoptera* : *Lymantridae*). *Bull. govern. forest. exp. sta.*, **207**, 1-10.

MCLAUGHLIN R. E., CLEVERLAND T. C., DAUM R. J., BELL M. R., 1969. Development of the bait principle for boll weevil control. IV. Field tests with a bait containing a feeding stimulant and the sporozoan *Glugea gasti* and *Mattesia grandis*. *J. Invertebrate Pathol.*, **13**, 429-441.

MARTIGNONI M. E., SCHMID P., 1961. Studies on the resistance to virus infections in natural populations of Lepidoptera. *J. Insect. Pathol.*, **3**, 62-74.

MARTIGNONI M. E., MILSTEAD J. E., 1962. Transovum transmission of the nuclear polyhedrosis virus of *Colias eurytheme* BOISDUVAL through contamination of the female genitalia. *J. Insect Pathol.*, **4**, 113-121.

RIVERS C. F., 1966. The natural and artificial dispersion of pathogens. in *Insect pathology and microbial control*, North Holland., Co Amsterdam, 252-263.

SHCHEPELTILNIKOVA V. A., FEDORINCHIK N. S., 1963. Techniques d'enrichissement des agrobiocœnoses avec des organismes utiles à l'aide de l'utilisation simultanée des entomophages et des microorganismes. *Rapports V^e Conf. Soc. Entomol. Union*, 132-134 (en russe).

SHEKHURINA T. A,. 1966. Parasite as vectors of granulosis virus of *Hadena sordida* BKH. in *Insect pathology and microbial control.* North-Holland Publish., C o, Amsterdam, 279-280.

SMIRNOFF W. A., 1964. La lutte aux insectes nuisibles à l'aide de virose. *Ann. Soc. entom. Québec*, **9**, 43-53.

SMITH R. F., REYNOLDS H. T., 1966. Principles, definition and scope of integrated pest control. *Proc. F.A.O. Symp. Integrated Pest Control*, Rome, **1**, 11-17.

STAIRS G. R., 1967. Quantitative aspects of virus dispersion and the development of epizooties in insect populations. *Proceed. Joint U. S. Japan seminar microbial control insect pests*, Fukuoka, April, 21-23, 19-23.

STEPHENS CHADWICK J., VILK E., 1969. Endotoxins from several bacterial species as immunizing agents against *Pseudomonas aeruginosa* in *Galleria mellonella. J. Invertebrate Pathol.*, **13**, 410-415.

STERN V. M., SMITH R. F., BOSCH R. VAN DEN, HAGEN K. S., 1959. The integration of chemical and biological control of the spotted alfalfa aphid. Part. I. The integrated control concept. *Hilgardia*, **29**, 81-101.

TANADA Y., 1959. Synergism between two viruses of the army worm, *Pseudaletia unipuncta* (HARWORTH) (*Lepidoptera, Noctuidae*). *J. Insect Pathol.*, **1**, 215-231.

TANADA Y., 1967. The role of viruses in the regulation of the population of the armyworm *Pseudaletia unipuncta* (HARWORTH). *Proceed. Joint U. S. Japan seminar microbial control*, Fukuoka, 25-31.

THOMPSON C. G., STEINHAUS E. A., 1950. Further tests using a polyhedrosis virus to control the alfalfa caterpillar. *Hilgardia*, **19**, 411-445.

ULLYETT G. C., SCHONKEN D. B., 1940. A fungus disease of *Plutella maculipennis* in South Africa, with notes on the use of entomogenous fungi in insect control. *Bull. Union South Africa Sci., Dept. agric. forest* (218), 1-24.

VAGO C., 1956. *L'enchaînement des maladies chez les insectes.* Éd. spéc. Commission Sericic. Inter., 1-183.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 653-656.

INFORMATIONS

# LE VI^e COLLOQUE EUROPÉEN D'ACAROLOGIE (3-5 SEPTEMBRE 1968)

A. RAMBIER

*Laboratoire de Recherche de la Chaire de Zoologie,*
*École nationale supérieure d'Agronomie,*
*Centre de Recherches de Montpellier*
*Institut national de la Recherche agronomique*

En 1956 Dosse (Allemagne), Casser et Mathys (Suisse) proposèrent aux Acarologues européens s'occupant d'Acariens d'intérêt agricole de se réunir afin d'établir entre eux des contacts plus étroits, d'échanger des idées et d'examiner toutes les questions importantes se rapportant à leur spécialité.

C'est ainsi qu'eût lieu à Wageningen (Pays-Bas) du 18 au 20 avril 1956 le premier Symposium européen d'Acarologie groupant vingt chercheurs des Pays-Bas, d'Allemagne, de France, de Grande-Bretagne et de Suisse. Devant le succès de cette première rencontre, l'intérêt de ces échanges et l'importance de la tâche à accomplir, il fut décidé d'organiser périodiquement d'autres colloques et d'en charger un comité exécutif élu.

Le deuxième symposium se déroula à la Station de Recherches agronomiques d'East-Malling (Grande-Bretagne) du 28 au 30 avril 1959 avec la participation de 25 spécialistes venus de sept pays différents.

En 1960 c'est à Vienne (Autriche), au cours du onzième Congrès international d'Entomologie que se tint le troisième symposium.

Le quatrième eut pour cadre Lausanne (Suisse) où nous fûmes reçus du 27 au 29 septembre 1962 par les stations fédérales d'essais agricoles.

En 1965 ce fut au tour de l'Institut d'Entomologie agricole de l'Université de Milan (Italie) de nous accueillir du 23 au 25 septembre. C'est à l'issue de ce cinquième symposium que les congressistes émirent le vœu que le colloque de 1968 ait lieu dans notre pays et confièrent l'organisation à un comité exécutif comprenant : M. Van de Vrie (président), P. Rota (Italie), E. Gunthart (Suisse), D. McFarlane (Grande-Bretagne) et A. Rambier (France).

Au cours de ces colloques, tenus dans différents pays étrangers voisins, et bien que

les recherches sur d'autres groupes d'Acariens fussent parfois évoquées, il fut surtout question des Tétranyques et de leurs ennemis comme en témoignent les comptes rendus (1).

Comment pourrait-il en être autrement quand on voit aujourd;hui l'importance que ce groupe de ravageur n'a cessé de prendre au cours de ces trente dernières années ?

C'est avec cette continuité et dans ces orientations qu'a pu se tenir, grâce au concours de l'Institut national de la Recherche agronomique, le sixième Colloque européen d'Acarologie au C. N. R. A. à Versailles du 3 au 5 septembre 1968.

Comme pour les rencontres précédentes, les deux premières journées furent consacrées aux communications et discussions. La troisième et dernière journée réservée à des visites sur le terrain se déroula dans le vignoble champenois sous la conduite de représentants du Comité interprofessionnel du vin de Champagne dont la lutte contre les Acariens dans ce vignoble de haute qualité est une des préoccupations importantes.

Quarante-quatre personnes représentant seize pays différents s'étaient inscrites à ce colloque.

Toutes les séances se déroulèrent dans l'amphithéâtre du C. N. R. A. mis à notre disposition par M. l'Administrateur du Centre qui tint à adresser aux congressistes, dès l'ouverture du colloque ses souhaits de bienvenue.

M. Biliotti, Chef du département de Zoologie dit tout l'intérêt que la Recherche agronomique porte aux travaux poursuivis dans le domaine de l'acarologie.

Le Président du Comité M. Van de Vrie adressa ses remerciements à l'I. N. R. A. pour son accueil, fit part de diverses informations, en particulier une minute de silence fut observé à la mémoire du docteur Massee d'East-Malling décédé depuis le dernier colloque et qui faisait parti de notre groupe.

Les séances de travail furent successivement présidées par MM. Van Eyndhoven (Pays-Bas), F. Chaboussou (France), G. Mathys (Suisse).

En guise d'introduction A. Rambier présenta un rapide aperçu sur la recherche acarologique en France tout spécialement celle sur les Acariens des plantes et A. Bessard fit un tour d'horizon des recherches poursuivies dans notre pays sur les Acariens du sol.

Onze communications furent présentées et réparties dans les différentes sections prévues.

Section *Morphologie-Taxonomie.*

1 V. Dittrich (Suisse). Der Atmungsmechanismus bei Spinnmilben.

2 D. A. Griffiths, D. Mac Farlane, J. B. Sheals (Grande-Bretagne). The scanning electron microscope in Acarology.

Section *Biologie-Physiologie-Écologie.*

3 J. J. M. Storms (Pays-Bas). Observations on the relation between manuring of apple root stocks in gravel cultures and the reproduction rate of *Tetranychus urticae.*

Section *Dynamique des Populations.*

4 M. Van de Vrie (Pays-Bas). Some observations on the distribution of predaceous mites (*Phytoseiidae*) and prey (*Panonychus ulmi* Koch) on leaves of apple trees.

Section *Lutte chimique.*

5 W. Steinhausen (Allemagne). Zur Spinnmilbenbekämpfung mit den Akariziden Chlorphen Chlorphenamidin und Formetanat.

(1) Comptes rendus des différents symposiums européens d'Acarologie :

1er Symposium : C. R. dans *The Entomologist's Monthly Magazine*, 1957, vol. XCIII ;
2e Symposium : C. R. dans *Acarologia* 1960, t. II, fasc. 1, pp. 149-153 ;
3e Symposium : C. R. dans *C. R. XI Internationaler Kongress für Entomologie Wien 1960*, 1962, Bd III ;
4e Symposium : C. R. dans *Mitteitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 1963, Vol. XXXVI, no 1 et 2, pp. 47-62 ;
5e Symposium : Proceedings dans *Bollettino di Zoologia agraria e di bachicoltura*, 1965, 2e série, vol. 7, 303 pages.

Section *Résistance-Génétique.*

6 A. BALEVSKY (Bulgarie). Resistenz-ausserung bei der roten Obstbaumspinnmilbe (*Panonychus ulmi*) gegen einige selektive Akarizide.

7 J. COULON (France). Toxicité comparée de di vers pecticides pour *Tetranychus urticae* résistant ou non au parathion éthyle.

8 F. CHABOUSSOU (France). Sur les phénomènes de résistance des Acariens d'origine trophique à la suite des traitements pesticides de la plante.

9 W. HELLE (Pays-Bas). Genetics of resistance in different mites species.

Section *Lutte biologique et Lutte intàgrée.*

10 G. FAUVEL (France). Influence de l'alimentation sur la biologie d'*Orius vicinus* RIBAUT (Hétéroptère, Anthocoride) prédateur de *Panonychus ulmi* (KOCH).

11 M. VOGEL (Suisse). Ein Dauerversuch mit integriertem und differenziertem Spritzplan auswirkungen auf Spinnmilbenschäden.

J. A. MCMURTRY qui étudie en Californie les Acariens de l'avocatier et qui se trouvait en Europe au moment du colloque avait tenu à participer à nos réunions et présenta quelques-uns des résultats de ses travaux en particulier sur l'action des prédateurs.

Les textes de certaines communications ont déjà été publiées dans diverses revues étrangères ou françaises. Voici les références que nous avons pu avoir de ces publications.

F. CHABOUSSOU, 1968. Sur le déterminisme de la résistance des insectes et des Acariens aux Pesticides. V. Les répercussions biochimiques des pesticides sur la plante et l'acquisition de la tolérance aux pesticides chez les Acariens. *Revue de Zoologie agricole et appliquée*, **67**, 123-134.

V. DITTRICH et P. STREIBERT, 1969. The respiratory mechanism of spider mite eggs. *Z. angew.* **63**, 2, 200-211.

U. J. H. STORMS, 1969. Observations on the relationship between mineral nutrition of apple rootstocks in gravel culture and the reproduction rate of *Tetranychus urticae. Ent. exp. appl.*, **12**, 3, 297-311.

W. VOGEL, 1969, Mehrjährige Erfahrungen mit dem integrierten Pflanzenschutz. *Der Gartanbau*, **27**, 1262-1266.

D'autre part, nous mentionnons ci-dessous les références des communications que nos collègues soviétiques avaient annoncées et qu'ils n'ont pu venir présenter :

G. A. BEGLJAROV, 1967. Ergebnisse der Untersuchungen und der an von *Phytoseiulus persimilis* A. H. als biologischer Bekampfungsmittel gegen Spinnmilben in der Sowjetunion. *Nachr. Bl. dtsch. Pflanzenschuts*, **21**, 10, 197-200.

V. G. SHEVCHENKO et A. P. DE MILLO, 1968. The spring migration of the mites *Trisetacus kirghisorum* (*Acarina Tetrapodili*) and method of their control. *Vestink Leningradskogo Universiteta*, **3**, 60-67.

I. V. ZILBERMINTZ, 1969. Investigation of the genetic of resistance in the laboratory strain of spider mite *Tetranychus urticae. Genetika*, **5**, 2, 96-106.

Trois autres sont sous presse aux *Annales de Zoologie - Écologie animale* et paraîtront dans le fascicule 1 de 1971. Ce sont celles de :

J. COULON : Toxicité comparées de diverses substances pour des Acariens phytophages (*Tetranychus urticae* K.) résistants ou non au parathion éthyle.

G. FAUVEL : Influence de l'alimentation sur la biologie d'*Orius* (*Heterorius*) *vicinus* RIBAUT (*Heteroptera, Anthocoridae*).

D. A. GRIFFITHS, D. MACFARLANE, J. G. SHEALS : The scanning microscope in Acarology.

Comme on peut le voir à la lecture de ces documents ce colloque a apporté des renseignements précieux en particulier sur les techniques et les méthodes : La microscopie électronique à balayage pour l'étude des microstructures si importantes en acarologie ; la culture sur gravier pour étudier l'influence des variations de la composition chimique des plantes sur la biologie des Tétranyques ; les méthodes génétiques qui permettent de faire passer un gène souhaité d'une espèce à une autre ;

Les méthodes écologiques pour l'étude comparée des modes de distributions respectifs des espèces nuisibles et des espèces auxiliaires, facteur très important de la régulation des populations.

Tout cela concourt à une meilleure connaissance des Acariens et tout en montrant la complexité très grande des phénomènes au niveau de la parcelle cultivée, permet d'appréciables progrès pratiques tant dans le domaine de la lutte chimique que dans celui de la lutte biologique. De tels résultats témoignent d'une bonne orientation de ces recherches et de l'intérêt qu'il y a à les poursuivre et à pouvoir les développer.

Afin de permettre une rapide information des services intéressés par les résultats exposés au cours de nos séances ce sixième colloque eut un prolongement dans la conférence internationale sur les Acariens (Versailles, 6 septembre 1968) tenue sous les auspices de l'Organisation européenne et méditerranéenne pour la Protection des Plantes (O. E. P. P.).

C'est son Directeur général G. MATHYS qui présida. Il avait convié à cette occasion les représentants des Services de la Protection des différents pays européens. Cinq aspects particuliers des recherches actuelles sur les Acariens (1) furent évoqués, complétant ainsi les exposés du colloque précédent :

W. HELLE, New developments towards biological control of the two-spotted spider mite by incompatible genes.

M. BAGGIOLINI, E. GUIGNARD. Étude du comportement des Acariens en fonction du programme de traitements adopté dans les vergers.

F. CHABASSOU. Les déséquilibres biologiques provoqués par les traitements pesticides de la plante.

W. VOGEL. Utilisation pratique de *Phytoseilus riegeli* DOSSE et d'*Encarsia formosa* GAHAN pour lutter contre les Acariens (*Tetranychus urticae* KOCH) et les mouches blanches (*Trialeurodes vaporariorum* WESTW.) dans les cultures en serres.

J. A. MCMURTHY. Biological and integrated control of mites on subtropical crops.

Depuis le premier colloque déjà vieux de quatorze ans, tous les acarologues européens spécialisés dans l'étude des Acariens phytophages et de leurs ennemis ont progressivement lié connaissance. Chacun apporte des vues originales et le résultat de ses expériences particulières collaborant ainsi à une œuvre commune : la protection contre les Acariens basée sur une connaissance oujours plus précise de ces ravageurs.

---

(1) Publication de l'O. E. P. P. 1969, série A, n° 52, 51 pages.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 657-658.

NOTE TECHNIQUE

# POSSIBILITÉS D'ÉLEVAGE D'*AGENIASPIS FUSCICOLLIS PRAYSINCOLA* SILV. PARASITE DE *PRAYS OLEAE* BERN. (LEP. HYPONOMEUTIDAE) SUR UN HÔTE DE REMPLACEMENT

Y. ARAMBOURG, R. PRALAVORIO et Brigitte CHABOT

*Station de Recherches de Lutte biologique et de Zoologie,*
*Centre de Recherches d'Antibes*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

Il est possible d'élever *Ageniaspis fuscicollis praysincola*, parasite spécifique de *Prays oleae*, sur un hôte de remplacement, *Acrolepia assectella*. Les résultats obtenus sont encourageants et pourront être améliorés, ce qui permettra de disposer d'une espèce dont les caractéristiques biologiques rendent l'utilisation particulièrement intéressante.

A la suite des travaux concernant le rôle de l'entomofaune parasitaire de *Prays oleae* BERN. (ARAMBOURG, 1964), nous avions estimé que deux parasites spécifiques étaient susceptibles d'être utilisés pour la lutte biologique contre le phytophage.

En 1965 (ARAMBOURG, 1966), nous parvenions à élever une des deux espèces, *Chelonus eleaphilus* SILV. sur un hôte de laboratoire, *Anagasta kühniella* ZELL., mais nous n'avions pu alors réussir dans le cas de l'autre espèce, *Ageniaspis fuscicollis praysincola* SILV. dont la spécificité stricte paraissait un obstacle à peu près insurmontable.

Pourtant, devant l'intérêt de cet Encyrtide, polyembryonnaire et, pour la race présente dans les Alpes-Maritimes, parthénogénétique obligatoire, nous reprenions en 1970 nos essais de mise en élevage à partir d'individus issus de chenilles parasitées récupérées sous bandes-pièges au moment de leur nymphose. Nous avions alors prévu de tenter la multiplication sur deux hôtes différents dont les œufs se rapprochent de ceux de *P. oleae*, *Laspeyresia pomonella* L., élevée selon la technique décrite par SENDER (1969) et *Acrolepia assectella* ZELL. maintenue sur poireau.

Bien que nous ayons observé de façon constante un comportement de ponte normal sur les œufs de *L. pomonella*, nous n'avons jamais obtenu de développement parasitaire sur cet hôte, soit que l'émission de l'œuf ne se soit pas effectuée, soit qu'il y ait eu blocage à un stade quelconque d'évolution du parasite. Par contre, sur *A. assectella* nous avons pu obtenir un développement normal du parasite, les générations se succèdent depuis lors avec régularité.

Devant les résultats positifs ainsi obtenus, nous avons cherché à simplifier la technique d'élevage de l'hôte et notamment à éliminer le support végétal. A cette fin, nous avons, sur les conseils

et avec l'aide de Mme GUENNELON (*in litt.*), utilisé le milieu simplifié de POITOUT (1970), auquel est adjoint un peu de poudre de poireau. Actuellement, les insectes sont élevés individuellement par transfert des chenilles nouveau-nées sur des cubes de milieu d'alimentation larvaire. Nous expérimentons la possibilité de groupage des larves et la mise directe des œufs sur le milieu, ce qui permettrait une simplification des manipulations et la mise au point d'une production de masse.

Le rapport entre le nombre d'œufs mis en élevage et le nombre des chenilles d'*A. assectella* ayant terminé leur évolution est de l'ordre de 50 p. 100.

En ce qui concerne *A. f. praysincola*, le pourcentage de larves-hôtes parasitées paraît supérieur à 50 p. 100, et la polyembryonie ne semble pas affectée par le changement d'hôte, puisqu'elle est de l'ordre de 10 à 15 adultes par œuf.

Il est donc possible de disposer à l'heure actuelle de deux parasites spécifiques de *P. oleae*, et les essais d'utilisation ultérieure permettront de préciser le rôle qu'on peut espérer de chacune des deux espèces.

*Reçu pour publication en octobre 1970.*

## SUMMARY

POSSIBILITIES TO REAR *AGENIASPIS FUSCICOLLIS PRAYSINCOLA* SILV. A PARASITE OF *PRAYS OLEAE* BERN. (LEPIDOPTERA HYPONOMEUTIDAE) ON AN UNNATURAL HOST

It is possible to rear *A. fuscicollis praysincola*, a specific parasite of *P. oleae*, on a different host *A. assectella*, in output conditions which, even if they are not yet outstanding, can be improved and allow to have a species of which the biological characteristics seem particularly interesting for its use.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARAMBOURG Y., 1964. *Caractéristiques du peuplement entomologique de l'olivier dans le Sahel de Sfax.* Th. Fac. Sc. Paris 137 pp.

ARAMBOURG Y., 1966. Premiers essais d'utilisation de *Chelonus eleaphilus* SILV. (Hym. Braconidae) contre *Prays oleae* BERN. (Lep. Hyponomeutidae) dans les Alpes-Maritimes. *Inf. Ol. Int.* **36**, 99-114.

POITOUT S., BUES R., 1970. Élevage de plusieurs espèces de Lépidoptères Noctuidae sur milieu artificiel et sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool-Écol. anim.*, **2** (1), 79-91.

SENDER C., 1969. Élevage du Carpocapse des pommes (*Laspeyresia pomonella*) sur milieu artificiel simplifié. *Ann. Zool-Écol. anim.* **1**, 321-326.

*Ann. Zool. Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 659-662.

NOTE TECHNIQUE

# SURVIE HIVERNALE DE *DACUS OLEAE* GMEL.

Y. ARAMBOURG et R. PRALAVORIO

*Station de Recherches de Lutte biologique et de Zoologie,*
*Centre de Recherches d'Antibes*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

L'utilisation de diverses techniques expérimentales a permis de montrer que *D. oleae* hiverne surtout à l'état imaginal, et que ces adultes ont une possibilité de survie suffisante, plusieurs mois, pour provoquer les premières infestations sur les jeunes olives et assurer ainsi la pérennité de l'espèce.

Si l'on admet que *Dacus oleae* GMEL. hiverne à tous les stades lorsque les femelles ont à leur disposition des fruits pour y déposer leur ponte (cas des oleastres ou d'olivettes situées en zone montagneuse), les opinions divergent quelque peu dans le cas où l'insecte est dépourvu d'hôtes pendant une période de plusieurs mois. On estime alors généralement que les populations hivernantes du ravageur sont constituées d'adultes ayant éclos en novembre, décembre et peut-être janvier selon les biotopes, et de pupes enfouies dans le sol dont l'évolution très ralentie aboutit à des éclosions d'adultes entre mars et avril, certains auteurs (MONASTERO, 1957) concluant même à des évolutions beaucoup plus longues avec apparition des adultes en juin et juillet, et en déduisant que les pupes peuvent hiverner pendant 7 mois.

Il faut toutefois noter que les diverses observations (SILVESTRI, 1907 ; SACANTANIS, 1953 ; MELIS, 1953 ; MARTIN, 1953 ; RUSSO, 1953 ; MONASTERO, 1957) sont basées soit sur des enfouissements avec contrôle des éclosions, réalisés en laboratoire ou en plein champ, ou des captures en gobe-mouches. Si la première de ces techniques autorise des résultats indiscutables, ceux enregistrés avec l'utilisation d'un attractif ne présentent pas les mêmes garanties, car on ne connaît pas l'origine des mouches capturées et la méconnaissance de l'activité hivernale de ces adultes, notamment leur réponse au stimulus alimentaire représenté par le piège (même dans le cas d'utilisation d'hydrolysat de protéine) ne permet pas d'affirmer que l'absence de captures signifie l'absence d'insectes dans les arbres. C'est ainsi qu'on constate dans la majorité des biotopes, une diminution des captures à partir du mois de janvier ; elles deviennent nulles ou insignifiantes du mois de mars au mois de mai ou juin pour, à nouveau, devenir importantes par la suite. Doit-on, pour tenter d'expliquer ce fait, penser à une dispersion des insectes dans des abris divers, ou envisager un manque de réponse au stimulus alimentaire du piège dû à une activité réduite de *D. oleae*, nous penchons plutôt pour la seconde hypothèse puisque MONASTERO (1957) constate le même phénomène dans une cage contenant un olivier.

Afin de préciser le mode d'hivernation du phytophage, la mortalité affectant ces populations et la survie des adultes, nous avons procédé depuis quelques années aux expérimentations suivantes :

— Enfouissement de larves à des époques variables, dans des conditions de biotope, d'orientation et de sol variables avec contrôle des éclosions.

— Conservation en plein air d'adultes éclos de nymphes récoltées à différentes périodes dans la nature.

— Lâchers d'adultes marqués et recaptures échelonnées dans le temps.

## RÉSULTATS

### 1. *Enfouissement*

Sur le littoral des Alpes-Maritimes, on peut considérer que jusqu'au 15 novembre environ il y a des adultes qui éclosent. A partir de cette date, les nymphes formées dans le sol ont une évolution très ralentie qui aboutit à l'éclosion d'adultes entre le 15 mars et le 10 avril. Par la suite, aucune sortie n'a lieu et la recherche des pupes dans le sol permet de constater que tous les insectes qui ne sont pas éclos sont morts. La mortalité de ces populations nymphales hivernantes est très élevée et se situe entre 97 et 99 p. 100. Bien que nous n'ayons pu faire d'observations précises à ce sujet, il nous paraît que l'activité de ces adultes et leur possibilité de survie sont réduites, et ne semblent pas être suffisantes pour leur permettre d'atteindre la période des premières infestations sur les jeunes fruits.

### 2. *Conservation d'adultes en plein air*

Nous utilisons 3 cages de 8 mètres cube contenant chacune un jeune olivier ne portant pas de fruits. Les adultes sont abrités de la pluie et disposent d'une source de nourriture.

Nous avons lâché respectivement dans chaque cage des adultes éclos aux périodes suivantes :

| | | |
|---|---|---|
| Cage 1 = 22 septembre au 1er octobre | 1969 | 3 150 adultes |
| Cage 2 = 20 octobre au 26 octobre | 1969 | 1 460 adultes |
| Cage 3 = 17 novembre au 20 décembre | 1969 | 8 800 adultes |

Au moment où, dans la nature, nous avons noté les premières piqûres de ponte du phytophage sur les jeunes olives, soit le 7 juillet 1970, nous avons récupéré dans les cages la totalité des insectes vivants soit :

| | |
|---|---|
| Cage 1 = 10 adultes | ( 5 mâles, 5 femelles) |
| Cage 2 = 18 adultes | ( 8 mâles, 10 femelles) |
| Cage 3 = 125 adultes | (75 mâles, 50 femelles) |

Ces adultes, mis en élevages au laboratoire à température optimale et avec apport de nourriture protéique ont pondu plus de deux mois et vécu presque un an. Il est donc indéniable que des adultes, éclos entre la fin du mois de septembre et le mois de décembre, sont capables de survivre jusqu'à ce que les olives nouvelles soient susceptibles d'être infestées, et qu'à partir de ce moment, ils ont encore la possibilité de pondre et de vivre pendant une longue période.

Mais les mortalités qui se manifestent chez ces populations sont extrêmement élevées puisqu'elles ont été de 99,7, 98,8, 98,5 p. 100 respectivement dans chaque cage, la plus forte affectant évidemment la population la plus âgée (cage 1).

### 3. *Lâchers — Recaptures*

Pour compléter les informations recueillies avec les cages, et qui impliquent des conditions quelque peu artificielles, nous avons essayé de suivre, dans la nature, des populations d'adultes

marquées avec un produit fluorescent selon la technique mise au point par NORRIS (1957) et applicable aux *Trypetidae*. Nous avons utilisé deux poudres fluorescentes Black Ray, l'une jaune, l'autre verte. Du 31 octobre 1969 au 28 novembre nous avons lâché dans une allée de 58 oliviers de Saint-Honorat 47 020 adultes marqués en jaune, et du 28 novembre à la fin de décembre 7 500 marqués en vert soit un total de plus de 50 000 adultes.

Trente gobe-mouches appâtés avec un mélange d'hydrolysat de protéine et de phosphate biammonique ont été mis en place à la fin du mois de janvier 1970.

Un mâle marqué de jaune a été capturé le 2 avril et une femelle, marquée de vert, a été prise le 24 juin, soit très peu de temps avant les premières infestations sur les nouvelles olives.

Si le taux de recapture a été extrêmement faible, il nous a cependant permis de vérifier la possibilité de survie dans la nature des adultes de *D. oleae* pendant plusieurs mois, corroborant ainsi nos observations en cage.

## CONCLUSIONS

L'ensemble des observations que nous avons effectuées sur la survie hivernale des populations de *D. oleae* nous permettent d'affirmer :

— qu'une partie de ces populations hiverne sous forme de nymphes dont les éclosions se situent entre le mois de mars et d'avril, ce qui rejoint les conclusions de RUSSO et de MELIS, aucune éclosion ne se manifestant plus tard, mais ces adultes ne semblent pas être à même d'avoir une survie suffisante pour être les principaux responsables des premières infestations ;

— que *D. oleae* est capable, à l'état adulte, de survivre plusieurs mois, voire presque un an, et que c'est sans doute sous cette forme qu'il hiverne dans la majorité des cas ;

— que les mortalités qui affectent ces populations sont particulièrement élevées mais pas assez toutefois pour réduire dans des proportions suffisantes les premières infestations, compte tenu de l'importance du stock initial ;

— que les adultes ayant hiverné sont encore capables de pondre pendant une longue période après le début des premières infestations. Ce fait permet d'expliquer le chevauchement très rapide des différentes générations du ravageur.

*Reçu pour publication en octobre 1970.*

## SUMMARY

WINTER SURVIVORSHIP OF *DACUS OLEAE* GMEL.

The use of some experimental techniques has allowed to indicate that *D. olea* overwinters especially at imaginal instar and that these adults have a sufficient survival possibility (several months) to give rise to the first infestation on young olives and thus to issue the species pereniality.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

MARTIN H., 1953. Quelques observations sur la Mouche de l'Olive (*Dacus oleae*). *Int. Meet. F. A. O.* Florence, 4 pp. Ronéo.

MELIS A., 1953. Conclusions of investigations on the habits of *Dacus oleae* GMEL. with particular reference to winter and spring emergence of adults in littoral Toscany. *Int. Meet. F. A. O.* Florence, 8 pp. Ronéo.

MONASTEROS, 1957. Ibernamento, migrazioni e primi sfarfallamenti delle Mosche delle olive (*Dacus oleae* GMEL.) in provincia di Palermo. *Att. Ac. Sc. Let. Arti. Palermo* XVI, L, 225-246.

NORRIS K. R., 1957. A method of marking Calliphoridae (Diptera) during emergence from the pupariu m. *Nature*, **180**, 1002.

RUSSO G., 1953. Observation on investigations on the control of olive Fly in Ascea (Salerno) from 1949-1952. *Int. Meet. F. A. O.* Florence 6 pp. Ronéo.

SACANTANIS K., 1953. Hibernage de la Mouche de l'olive *Dacus oleae* GMEL., dans la région de Marrakech, Maroc. *Int. Meet. F. A. O.* Florence. 3 pp. Ronéo.

SILVESTRI F., 1907. Generazioni della Mosca delle olive. *Bol. Lab. Zool. Agr. Portici*, **2**, 12-17.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 663-665.

NOTE TECHNIQUE

# ÉLEVAGE D'*OPIUS LONGICAUDATUS* ASH. *TAIENSIS* FULL., HYM. *BRACONIDAE*, PARASITE DE *TRYPETIDAE*

Y. ARAMBOURG et Janine ONILLON

*Station de Recherches de Lutte biologique et de Zoologie,*
*Centre de Recherches d'Antibes*
*Institut national de la Recherche agronomique*

## RÉSUMÉ

Dans le cadre des essais poursuivis à la Station d'Antibes sur la lutte biologique contre *Dacus oleae* GMEL., plusieurs espèces de parasites de *Trypetidae* ont été introduites.

L'élevage d'*Opius longicaudatus taïensis* a pu être réalisé sur *Ceratitis capitata* comme hôte de remplacement, à partir d'une souche provenant des îles Fidji.

Les recherches poursuivies à la Station d'Antibes sur la possibilité de lutter contre *Dacus oleae* GMEL. par des méthodes biologiques, nous ont amenés à envisager l'introduction de parasites de *Trypetidae*, notamment *Opius oophilus* FULL et *Opius longicaudatus* ASH.

A la suite d'accords intervenus entre l'Organisation internationale de Lutte biologique (O. I. L. B.), l'Institut national de la Recherche agronomique et l'Office de la Recherche scientifique et technique d'Outre-Mer, ce dernier organisme accepta que M. COCHEREAU, entomologiste à Nouméa, accomplisse une mission aux îles Fidji pour fournir à la Station d'Antibes des lots de pupes parasitées de *Trypetidae*.

Cette mission, financée par l'O. I. L. B. eut lieu fin février, début mars 1968, période la plus favorable à la collecte des pupes recherchées (COCHEREAU, 1968).

Près de 20 000 pupes de *Dacus passiflorae* FROGATT, *Dacus xanthodes* BROUN et *Dacus dis-*

*tinctus* MALL furent ainsi acheminées vers Antibes. Les 19 000 éclosions obtenues environ ont permis de recueillir les parasites suivants :

| | |
|---|---|
| *O. oophilus* | 182 |
| *O. longicaudatus taïensis* | 178 |
| *O. hageni* FULL | 44 |
| *Aceratoneuromya indicum* SILV | 168 |
| *Spalangia* sp | 18 |

Les différentes espèces firent l'objet de tentatives d'élevage, en suivant notamment les techniques utilisées dans les laboratoires de l'Université d'Hawaï. En fait, les essais avec *O. oophilus*, *O. hageni* et *A. indicum* furent infructueux et seule la souche d'*O. longicaudatus taïensis* put être conservée.

Pour cette dernière, la production commença à petite échelle en offrant aux femelles des bananes infestées par *Ceratitis capitata* ; par la suite les larves de l'hôte furent présentées dans des manchons du même type que ceux employés par DELANOUE (1961) pour *Opius concolor* SZEPL., mais si la position caractéristique de ponte des femelles, pouvait être observée, aucun œuf cependant n'était émis. L'apport de protéines et la présentation des larves hôtes dans une banane débarrassée de sa pupe permirent de sauver la souche et de faire repartir l'élevage. La descente de l'œuf semble en effet liée à l'effort produit par la femelle pour percer avec sa tarière une surface résistante qui provoque la compression de la base des ovaires par les muscles de l'ovipositeur.

Pour réduire le prix de revient et simplifier les manipulations, nous avons remplacé la banane par une surface dure artificielle et l'élevage est actuellement conduit de la manière suivante : les larves de 3$^{e}$ stade de *C. capitata*, prélevées avec du milieu d'alimentation larvaire, sont présentées en « sandwich » entre deux épaisseurs de toile éponge artificielle (type chamex), amincie en épaisseur, l'ensemble étant placé sur un plateau en matière plastique à fond constitué par une toile métallique à mailles larges (1 cm). Ce pondoir reste 24 heures en place et les larves qui sautent entre-temps sont récupérées dans un bac placé au-dessous du plateau. La suite des opérations est identique à la technique utilisée pour *O. concolor* (DELANOUE, 1961).

A l'heure actuelle, s'il est difficile de préciser le nombre de générations successives élevées au laboratoire, on peut penser qu'il se situe entre 22 et 25. Le pourcentage d'adultes obtenus par rapport au nombre de larves hôtes offertes aux femelles, s'est stabilisé autour de 30 p. 100, sans qu'il nous ait été possible de l'améliorer, malgré les tentatives faites.

La proportion des mâles, très élevée au début de l'élevage (90 p. 100) a pu être ramenée à 70 p. 100 en n'utilisant que des larves hôtes de grosse taille, mais nous n'avons jamais pu la réduire davantage. Il faut noter que dans les lots reçus des îles Fidji, nous avions obtenu un *sex ratio* identique (30 p. 100 de femelles).

Des essais d'affinité entre ce Braconide et des larves de *D. oleae* dans des olives, effectués au laboratoire nous ont permis l'obtention d'adultes, mais en raison des difficultés rencontrées pour la mise au point d'un élevage de masse, il n'a pas encore été possible de tester *O. longicaudatus taïensis* dans la nature.

*Reçu pour publication en octobre 1970.*

## SUMMARY

REARING OF *OPIUS LONGICAUDATUS* ASH. *TAIENSIS* FULL., (HYM. *BRACONIDAE*), A PARASITE OF *TRYPETIDAE*

In the limits of tests carried on in the Station d'Antibes, on the biological control of *Dacus oleae* GMEL. several species of parasites of *Trypetidae* have been introduced.

The rearing of *Opius longicaudatus taïensis* could be realized on *Ceratitis capitata* as unnatural host, from a strain coming from the Fidji Islands.


## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES


COCHEREAU P., 1968. *Recherches de parasites de Mouches des fruits aux Iles Fidji*. Orstom, Nouméa,. Ronéo 26 p.

DELANOUE P., 1961. Élevage artificiel permanent d'*Opius concolor* SZEPL. parasite de *Dacus oleae* GMEL. sur *Ceratitis capitata* WIED. *Inform. Ol. intern.*, **15**, 3-14.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 667.

## CHRONIQUE DES LIVRES

WEGLER (R.). — CHEMIE DER PFLANZENSCHUTZ UND SCHÄDLINGSBEKÄMPFUNGSMITTEL. — T.I, Berlin, Springer-Verlag, 1970, 671 p.

Ce volume I sur la chimie des pesticides est consacré aux produits utilisés dans la lutte contre les animaux nuisibles aussi bien invertébrés que vertébrés.

Les trois premiers chapitres traitent de l'importance croissante des pesticides pour la production agricole et la nutrition mondiale. Dans ce contexte sont expliqués en détail le développement de la phytopharmacie en fonction de facteurs économiques et biologiques, et la préparation des pesticides sous leurs formes commerciales.

Les chapitres suivants sont consacrés aux différents produits :

G. UNTERSTENHÖFER : Généralités sur la biologie, et essais à l'aide d'insecticides et d'acaricides,
G. UNTERSTENHÖFER : Développement de la résistance aux insecticides,
V. CLAUSSEN : Les insecticides d'origine naturelle,
H. KÖCHLING, K. H. BÜCHEL, R. A. E. GALLEY, W. KLEIN, F. KORTE : les organo-chlorés,
E. BÖCHNER : Les carbamates,
C. FEST, K. J. SCHMIDT : Les esters d'acide phosphorique,
B. HOMEYER : Les insecticides du sol,
K. H. BÜCHEL : Les stérilisants chimiques,
K. A. BÖCHER : Les répulsifs,
K. EITER : Les substances attractives sexuelles,
K. SASSE, G. UNTERSTENHÖFER : Les acaricides,
B. HOMEYER : Les nématicides,
G. HERMANN : Les produits chimiques contre les oiseaux et les mammifères nuisibles,
E. ENDERS : Les rodenticides.

L'ouvrage est complété par les index auteurs et matières, et par une liste alphabétique des produits cités.

*Ann. Zool.-Écol. anim.*, 1970, **2** (4), 669-672.

## TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1970

H. ABDUL-NOUR. — Les Strepsitères parasites d'homoptères dans le sud de la France. Description d'une nouvelle espèce : *Halictophagus agalliae* n. sp. . 339

P. ANGLADE. — Mise au point d'une méthode de lutte contre la Pyrale du Maïs (*O. nubilalis* HBN). Compte rendu d'activité du groupe de travail Pyrale du Maïs ..... 303

J. AUBRY. — Les déplacements du Bouvreuil pivoine *Pyrrhula pyrrhula* (L.) en France ..... 509

C. BENASSY, G. EUVERTE. — Note sur l'action de deux espèces du genre *Aphytis* en tant qu'agents de lutte biologique contre deux Coccides des *Citrus* (*Aonidiella aurantii* MASK. et *Chrysomphalus dictyospermi* MORG.) au Maroc ..... 357

Madeleine BERTRAN, J.-P. FABRE, P. JOURDHEUIL. — Influence de quelques facteurs sur la dynamique des populations de l'Apion de la Luzerne (*Apion pisi* L.) ..... 5

L. BONNEMAISON. — Essais comparatifs de pièges colorés et lumineux..... 391

L. BONNEMAISON. — Action de la photopériode sur la production des gynopares ailées de *Dysaphis plantaginea* PASS. ..... 523

G. BONNOT, B. DELOBEL. — Étude de la nutrition azotée de *Phryxe caudata* R. Tachinaire parasite de *Thaumetopoea pityocampa*..... 595

A. BOURNIER. — Principaux types de dégâts de Thysanoptères sur les plantes cultivées..... 237

M. CANARD. — Incidences de la valeur alimentaire de divers pucerons (*Homoptera, Aphididae*) sur le potentiel de multiplication de *Chrysopa perla* (L.) (*Neuroptera, Chrysopidae*) ..... 345

G. CATROUX, Janine CALVEZ, P. FERRON, H. BLACHÈRE. — Mise au point d'une préparation entomopathogène à base de blastospores de *Beauveria tenella* (DELACR.) SIEMASZKO pour la lutte microbiologique contre le Ver blanc (*Melolontha melolontha* L.) ..... 281

R. CAUSSE. — Étude, au moyen d'insectes irradiés, des conséquences de deux accouplements successifs chez la Mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* WIED. (Dipt. *Trypetidae*) ..... 607

J.-C. CAYROL. — Étude de l'insémination chez le nématode mycophage *Dytilenchus myceliophagus* (J.-B. GOODEY, 1958) ..... 327

J.-P. CHAMBON. — Incidence des populations de *Cnephasia pumicana* ZELL. (Lep. *Tortricidae*) sur les rendements des cultures d'orge ..... 555

H. CHEVIN. — Bioécologie d'*Aglaostigma aucupariae* (KLUG.) (Hym. *Tenthredinidae*) ..... 381

A. DALMASSO. — Influence directe de quelques facteurs écologiques sur l'activité biologique et la distribution des espèces françaises de la famille des *Longidoridae* (*Nematoda-Dorylaimida*)..... 163

B. DELOBEL. — *Galleria mellonella* L., hôte de remplacement pour *Phryxe caudata* ROND. (Dipt. *Larvaevoridae*) parasite de *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF ..... 373

Gilberte GUENNELON, Claude SENDER, F. d'ARCIER, H. AUDEMARD. — Mise au point d'un milieu artificiel pour l'élevage au laboratoire des larves de l'Eudémis de la Vigne, *Lobesia botrana* DEN. et SCHIFF. (*Lepidoptera Tortricidae*). 51

S. HASAN, G. CROIZIER, C. VAGO, J.-L. DUTHOIT. — Infection à virus irisant dans une population naturelle d'*Aedes detritus* HALIDAY en France ..... 295

Nicole HAWLITZKY. — Étude expérimentale des relations hôtes-parasites chez les insectes. I. — Caractères respiratoires et pondéraux des chenilles d'*Anagasta kuehniella* ZELL. (Lep. *Pyralidae*) saines ou parasitées par *Phanerotoma flavitestacea* FISH. (Hym. *Braconidae*) ..... 579

J. HENNEQUIN. — Appréciation des niveaux de résistance de la Mouche de l'Oignon (*Hylemya antiqua* MEIG.) aux insecticides organochlorés ..... 261

G. IPERTI, Y. LAUDÉHO, J. BRUN, E. CHOPPIN de JANVRY. — Les entomophages de *Parlatoria blanchardi* TARG. dans les palmeraies de l'Adrar mauritanien. III. — Introduction, acclimatation et efficacité d'un nouveau prédateur « Coccinellidae », « *Chilocorus bipustulatus* » L., variété *Iranensis* (var. Nov.) ..... 617

H. LE LOUARN, F. SPITZ, G. GROLLEAU. — Le Campagnol des champs *Microtus arvalis* PALLAS dans le Briançonnais ..... 423

H. LE LOUARN, F. SPITZ, B. DASSONVILLE. — Répartition écologique des rongeurs dans les forêts de la région de Briançon (Haultes-Alpes) ..... 441

G. PLANTEVIN, P. NARDON. — Histologie et activité sécrétoire de l'intestin moyen des larves de *Pierris brassicae* et *Galleria mellonella*. Évolution au cours de la mue larvaire et de la nymphose chez *Galleria mellonella* .... 25

S. POITOUT, R. BUES. — Élevage de plusieurs espèces de Lépidoptères *Noctuidae* sur milieu artificiel riche et sur milieu artificiel simplifié..... 79

J.-L. RIVIÈRE. — Les carbamates insecticides ..... 479

M. STENGEL. — Une méthode de prévision des dégâts de la Pyrale du Maïs (*Ostrinia nubilalis* HUBNER, Lépidopt. *Pyralidae*). Mise au point de la lutte dans les cultures de la plaine d'Alsace ..... 309

P. TEULADE. — Étude de la radiosensibilité de l'embryon de *Bombyx mori* L. dans ses relations avec la diapause ..... 201

*Notes techniques.*

Y. ARAMBOURG, R. PRALAVORIO, Brigitte CHABOT. — Possibilités d'élevage d'*Ageniaspis fuscicollis* SILV. parasite de *Prays oleae* BERN. (Lep. Hyponomeutidae) sur un hôte de remplacement ..... 657

Y. ARAMBOURG, R. PRALAVORIO. — Survie hivernale de *Dacus oleae* GMEL .. 659

Y. ARAMBOURG, Janine ONILLION. — Élevage d'*Opius longicaudatus* ASH. *taiensis* FULL. Hym. *Braconidae*, parasite de *Trypetidae* ..... 663

Claude SENDER. — Élevage du Carpocapse des pommes sur un nouveau milieu artificiel non spécifique ..... 93

*Mises au point bibliographiques*

M. BIRKAN. — Le régime alimentaire de la perdrix grise d'après les contenus des jabots et des estomacs ..... 121

L.-A. BUSCARLET. — La période biologique des radioéléments chez les Insectes. 465

Ph. GRAMET. — Contribution à l'étude du comportement parental chez les oiseaux ..... 97

B. HURPIN. — La lutte microbiologique contre les insectes ravageurs en agriculture ..... 639

R. RAHN. — L'attraction sexuelle chez les insectes : données biologiques générales et possibilités d'application des phéromones sexuelles ..... 461

*Informations*

A. RAMBIER. — Le VI[e] colloque européen d'acarologie (3-5 septembre 1968). 653

*Chronique des livres* ..... 155, 301, 471, 667

CONTENTS

H. ABDUL-NOUR. — The *Strepsiptera* parasites in southern France. Description of a new species : *Halictophagus agalliae* n. sp. ..... 339

P. ANGLADE. — Method of control of the European Corn borer (*Ostrinia nubilalis* HBN). Proceeding of the activity of the working group « European corn borer » ..... 303

J. AUBRY. — Removals of the bullfinch *Pyrrhula pyrrhula* L. in France. Data given by ringing ..... 509

C. BENASSY, G. EUVERTE. — Note on the action of two species of *Aphytis* as biological control agents of two citrus coccids (*Aonidiella aurantii* MASK. and *Chrysomphalus dictyospermi* MORG.) in Morocco ..... 357

Madeleine BERTRAN, J.-P. FABRE, P. JOURDHEUIL. — Influence of some factors on the population dynamics of *Apion pisi* L. ..... 5

L. BONNEMAISON. — Comparative tests with colored and light traps ..... 391

L. BONNEMAISON. — Action of photoperiod on *Dysaphis plantaginea* PASS. winged gynopare production ..... 523

G. BONNOT, B. DELOBEL. — Study on the nitrogenous nutrition of *Phryxe caudata* a parasite of *Thaumetopoea pityocampa* ..... 595

A. BOURNIER. — The most important forms of Thysanopteran injuries on cultivated plants ..... 237

M. CANARD. — Incidences of the alimentary value of several aphids (*Homoptera, Aphididae*) on the multiplication rate of *Chrysopa perla* (L.) (*Neuroptera, Chrysopidae*) ..... 345

G. CATROUX, Janine CALVEZ, P. FERRON, H. BLACHÈRE. — Elaboration of a blastospore preparation of *Beauveria tenella* (DELACR.) SIEMASZKO for the microbial control of white grubs ..... 281

R. CAUSSE. — Study by the use of irradiated insects of the results of two successive matings in the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* WIED. ..... 607

J.-C. CAYROL. — Study of the mechanism of insemination in the mycophagous nematode *Ditylenchus myceliophagus* ..... 327

J.-P. CHAMBON. — Incidence of *Cnephasia pumicana* ZELLER (Lepid. *Tortricidae*) populations on barley culture yields ..... 555

H. CHEVIN. — Bioecology of *Aglaostigma aucupariae* (KLUG.) (Hym. *Tenthredinidae*) ..... 381

A. DALMASSO. — Direct influence of some ecological factors on the biological activity and the distribution of the french *Longidoridae* species ..... 163

B. DELOBEL. — *Galleria mellonella* L. as a laboratory host to *Phryxe caudata* ROND. (Dipt. *Larvaevoridae*), parasite of *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. 373

Gilberte GUENNELON, Claude SENDER, F. d'ARCIER, H. AUDEMARD. — Perfecting of an artificial rearing medium for larvae of the grape Tortricid, *Lobesia botrana* DEN. and SCHIFF. (*Lepidoptera tortricidae*) in the laboratory. 51

S. HASAN G. CROIZIER, C. VAGO, J.-L. DUTHOIT. — Infection of an iridescent virus in a natural population of *Aedes detritus* HALIDAY in France ..... 295

Nicole HAWLITZKY. — Action on an ovo-larval parasite, *Phanerotoma flavitestacea* FISH. (Hym. *Braconidae*) on the physiology of its host, *Anagasta kuehniella* ZELL. (Lep. *Pyralidae*) .....

J. HENNEQUIN. — Appreciation of the Onion fly resistance level, according to the organo-chlorinated insecticides ..... 261

G. IPERTI, Y. LAUDÉHO, J. BRUN, E. CHOPPIN DE JANVRY. — Entomophagous species of *Parlatoria blanchardi* TARG. in Mauritanian Adrar palm-plantations. III. — Introduction, acclimatization and efficacy of a new predacious *Coccinellidae, Chilocorus bipustulatus* L. *Iranensis* variety (new variety) ..... 617

H. LE LOUARN, F. SPITZ, G. GROLLEAU. — *Microtus arvalis* PALLAS in the Briançonnais (France) ..... 423

H. LE LOUARN, F. SPITZ, B. DASSONVILLE. — Ecological distribution of small mammals in the forests of Briançon (France) area ..... 441

G. PLANTEVIN, P. NARDON. — Histology and modalities of secretion of the midgut of *P. brassicae* and *G. mellonella*. Chronology of epithelial renewals larval moults and nymphal age of *G. mellonella* ..... 25

S. POITOUT, R. BUES. — Rearing of several *Lepidoptera noctuidae* species on rich artificial medium and on simplified artificial medium ..... 76

J.-L. RIVIÈRE. — Insecticidal carbamates ..... 479

M. STENGEL. — A method for forecasting the damages of *Ostrinia nubilalis* HUBNER (Lepidopt. *Pyralidae*) and control in the fields of Alsace plain ... 309

P. TEULADE. — Study on the susceptibility to radiation of the *Bombyx mori* L. embryo and its relations with the diapause ..... 201

*Technical notes.*

Y. ARAMBOURG, R. PRALAVORIO, Brigitte CHABOT. — Possibilities to rear *Ageniaspis fuscicollis praysincola* SILV. a parasite of *Prays oleae* BERN. (Lepidoptera Hyponomeutidae) on an unnatural host ..... 657

Y. ARAMBOURG, R. PRALAVORIO. — Winter survivorship of *Dacus oleae* GMEL. 659

Y. ARAMBOURG, Janine ONILLION. — Rearing of *Opius longicaudatus* ASH. *taiensis* FULL. (Hym. *Braconidae*) a parasite of *Trypetidae* ..... 663

Claude SENDER. — Rearing of the Codling moth on a new artificial non specific medium ..... 93

*Bibliographical review.*

M. BIRKAN . — Alimentary diet of the grey partridge according to the crops and stomacs contents ..... 121

L.-A. BUSCARLET. — The biological period of radioelements in Insects ..... 465

Ph. GRAMMET. — Contribution to the study of bird's parental behaviour ..... 97

B. HURPIN. — Microbiological control of insect pests in agriculture ..... 639

R. RAHN. — Sex attractancy in Insects : main biological data and various applications of sex pheromones ..... 461

*Information*

A. RAMBIER. — VIth european colloquium of acarology (3-5 september 1968). 653

*Book reviews* ..... 155, 301, 471, 667

CONTENTS

J.-L Rivière. — Insecticidal carbamates. ..... 479

J. Aubry. — Removals of the bullfinch *Pyrrhula pyrrhula* L. in France. Data given by ringing ..... 509

L. Bonnemaison. — Action of photoperiod on *Dysaphis plantaginea* pass. winged gynopare production ..... 523

J.-P. Chambon. — Incidence of *Cnephasia pumicana* zeller (Lepid. *Tortricidae*) populations on barley culture yields ..... 555

Nicole Hawlitzky. — Action on an ovo-larval parasite, *Phanerotoma flavitestacea* fish. (Hym. *Braconidae*) on the physiology of its host, *Anagasta kuehniella* zell. (Lep. *Pyralidae*) ..... 579

G. Bonnot, B. Delobel. — Study on the nitrogenous nutrition of *Phryxe caudata* a parasite of *Thaumetopoea pityocampa* ..... 595

R. Causse. — Study by the use of irradiated insects of the results of two successive matings in the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* wied. ..... 607

G. Iperti, Y. Laudého, J. Brun, E. Choppin de Janvry. — Entomophagous species of *Parlatoria blanchardi* targ. in Mauritanian Adrar palm-plantations. III. — Introduction, acclimatization and efficacy of a new predacious *Coccinellidae, Chilocorus bipustulatus* L. *iranensis* variety (new variety) ..... 617

*Bibliographical review.*

B. Hurpin. — Microbiological control of insect pests in agriculture ..... 639

*Information*

A. Rambier. — VIth european colloquium of acarology (3-5 september 1968) ..... 653

*Technical notes*

Y. Arambourg, R. Pralavorio, Brigitte Chabot. — Possibilities to rear *Ageniaspis fuscicollis praysincola* silv. a parasite of *Prays oleae* bern. (Lepidoptera Hyponomeutidae) on an unnatural host. ..... 657

Y. Arambourg, R. Pralavorio. — Winter survivorship of *Dacus oleae* gmel ..... 659

Y. Arambourg, Janine Onillion. — Rearing of *Opius longicaudatus* ash. *taiensis* full. (Hym. *Braconidae*) a parasite of *Trypetidae* ..... 663

*Book review*. ..... 667

# RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format 21 × 27, avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles séparées seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

*Au début de chaque mémoire*, on indiquera : — *le titre du mémoire :* il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

*Les mémoires* seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :
a) *résumé:* (250 mots max ) suffisamment précis pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion ;* f) *résumé* en anglais ou destiné à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborations, les fonds les dons...; h) *références bibliographiques.*

*Les travaux originaux en anglais* doivent présenter la même composition que les mémoires rédigés en français, mais ils comportent obligatoirement un résumé français très *complet.* Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

*Pour les autres documents* (notes, mises au point, revues rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

*Les références bibliographiques* doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de et *al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

*Pour les articles :* le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé, selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

*Pour les ouvrages :* le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

*Les tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies*, doivent être fournis à part. Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponible est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur feuille séparée et porter les numéros des figures.

*Les graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils* seront envoyés *à l'état de projets*, leur exécution définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : *soit* × 0,5, *soit* × 0,25.

Il est rappelé que le format utile des Annales est : 12,5 × 19,5 cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

*Photographies :* Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9 × 12. Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9 × 12,4 photos 9 × 55, 6 photos 5,5 × 5,5. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur feuilles séparées et porter les numéros des figures.

*Correction des épreuves :* les auteurs recevront une épreuve à corriger.

*Envoi du manuscrit :* M. BILIOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78 - Versailles, France. On demande deux exemplaires.

ZOOLOGIE.

*Le Directeur de la publication:* M.-L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 1-1971

*Dépôt légal: 1er trimestre 1971. N° d'impression: 1545.*

# INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

## PÉRIODIQUES

| TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1971 | France | Étranger | Le N° |
|---|---|---|---|
| ANNALES AGRONOMIQUES, 6 nos par an | 125 F | 135 F | 25 F |
| ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 nos par an | 100 F | 110 F | 35 F |
| ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 nos par an | 100 F | 110 F | 35 F |
| ANNALES DE ZOOLOGIE - ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 nos par an | 100 F | 110 F | 35 F |
| ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 nos par an | 100 F | 110 F | 35 F |
| ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 nos par an | 100 F | 110 F | 35 F |
| ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE, 4 nos par an | 100 F | 110 F | 35 F |
| ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 nos par an | 75 F | 80 F | 25 F |
| ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 nos par an | 100 F | 110 F | 35 F |
| ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 2 nos par an | 50 F | 55 F | 35 F |
| ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 nos par an | 50 F | 55 F | 35 F |

APIDOLOGIE, 4 nos par an — Abonnement : France : 30 F
Étranger sauf R. F. A. : 35 F
— Le numéro : France : 9 F
Étranger sauf R. F. A. : 10 F

## PUBLICATIONS NON PÉRIODIQUES

Prix T. T. C.

**Recherches d'économie et de sociologie rurales :**

N° 1; n° 2; le numéro : ..... **10,77 F**
Souscription pour les 4 premiers numéros : ..... **33,66 F**

**Recherches vétérinaires :**

N° 1; n° 2; n° 3; le numéro : ..... **21,45 F**

**Recherches d'hydrobiologie continentale :**

Le n° 1 : ..... **16,12 F**

## DERNIERS OUVRAGES PARUS

**Comptes rendus de la 4e Conférence trisannuelle de l'Association européenne pour la Recherche sur la pomme de terre, Brest, 8-13 septembre 1969.**

298 p., 1970 ..... **48,37 F**

**Colloques franco-soviétique sur l'utilisation des entomophages, Antibes, mai 1968.**

134 p., 1970 ..... **35,00 F**

**Symposium sur la physiologie de la coquille de l'œuf.**

280 p., 1970 ..... **70,00 F**

**Carte pédologique de France au 1/100.100. Vichy — L 15 et notice explicative par J.-C. Favrot.**

160 p., 1970 ..... **53,75 F**

**Recherches sur l'induction expérimentale de naissances gémellaires chez les bovins.**

157 p., 1970 ..... **40,00 F**

**Essai de classification et de nomenclature des virus,** par **H. Lapierre et D. Spire.**

110 p., 1969 ..... **35,00 F**

**Deuxième Congrès de l'Union phytopathologique méditerranéenne, Avignon-Antibes, 21-27 septembre 1969.**

470 p., 1969 ..... **90,00 F**

**Colloque sur les manifestations inflammatoires et tumorales chez les Invertébrés, Versailles, 19 décembre 1967.**

134 p., 1969 ..... **40,00 F**

**Les techniques de mycologie en pathologie végétale,** par **F. Rapilly.**

107 p., 1968 ..... **15,00 F**

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78 - Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean-Nicot, 7e.

# TABLE DES MATIÈRES

J.-L. Rivière. — Les carbamates insecticides ..... 479

J. Aubry. — Les déplacements du Bouvreuil pivoine *Pyrrhula pyrrhula* (L.) en France .... 509

L. Bonnemaison. — Action de la photopériode sur la production des gynopares ailées de *Dysaphis plantaginea* pass. ..... 523

J.-P. Chambon. — Incidence des populations de *Cnephasia pumicana* zell. (Lep. *Tortricidae*) sur les rendements des cultures d'orge ..... 555

Nicole Hawlitzky. — Étude expérimentale des relations hôtes-parasites chez les insectes. I. — Caractères respiratoires et pondéraux des chenilles d'*Anagasta kuehniella* zell. (Lep. *Pyralidae*) saines ou parasitées par *Phanerotoma flavitestacea* fish. (Hym. *Braconidae*) ..... 579

G. Bonnot, B. Delobel. — Étude de la nutrition azotée de *Phryxe caudata* R., tachinaire parasite de *Thaumetopoea pityocampa* ..... 595

R. Causse. — Étude, au moyen d'insectes irradiés, des conséquences de deux accouplements successifs chez la Mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* wied (Dipt. *Trypetidae*) ..... 607

G. Iperti, Y. Laudého, J. Brun, E. Choppin de Janvry. — Les entomophages de *Parlatoria blanchardi* targ. dans les palmeraies de l'Adrar mauritanien. III. — Introduction, acclimatation et efficacité d'un nouveau prédateur *Coccinellidae*, *Chilocorus bipustulatus* L., variété *Iranensis* (nov. var.) ..... 617

*Mise au point bibliographique.*

B. Hurpin. — La lutte microbiologique contre les insectes ravageurs en agriculture ..... 639

*Information*

A. Rambier. — Le VI[e] colloque européen d'acarologie (3 - 5 septembre 1968) ..... 653

*Notes techniques*

Y. Arambourg, R. Pralavorio, Brigitte Chabot. — Possibilités d'élevage d'*Ageniaspis fuscicollis* silv. parasite de *Prays oleae* bern. (Lep. Hyponomeutidae) sur un hôte de remplacement ..... 657

Y. Arambourg, R. Pralavorio. — Survie hivernale de *Dacus oleae* gmel ..... 659

Y. Arambourg, Janine Onillion. — Élevage d'*Opius longicaudatus* ash. *taiensis* full. Hym. *Braconidae*, parasite de *Trypetidae* ..... 663

*Chronique des livres* ..... 667

*Contents, see page* 673

*Les Annales de Zoologie-Écologie animale figurent dans Current Contents*

I. N. o. 036 018. 5